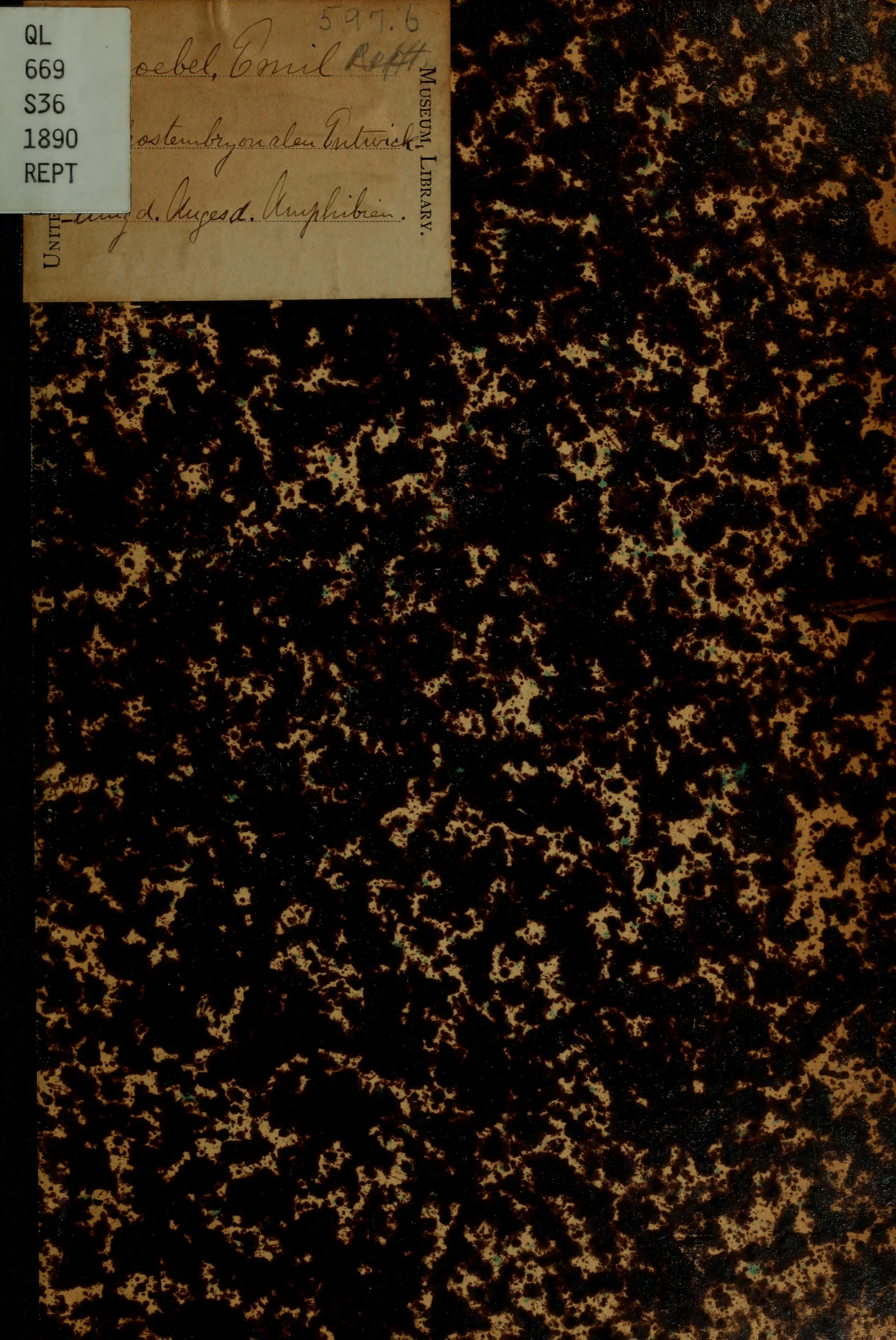
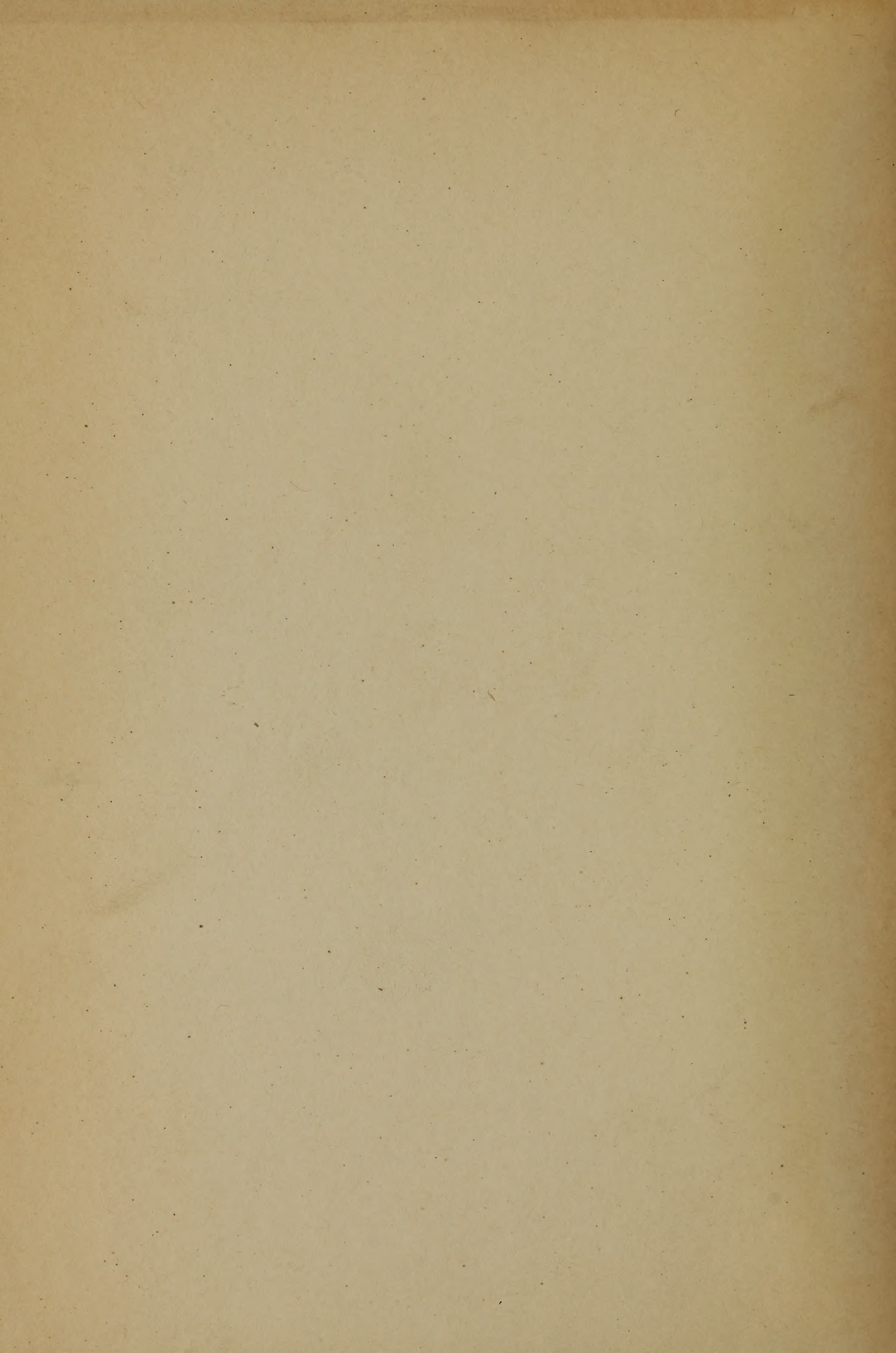


597.6
oebel, Emil Rept.
ostembryonalen Entwick
d. Auges d. Amphibien.
United ... Museum, Library.



Zur postembryonalen Entwicklung des Auges der Amphibien.

Inaugural-Dissertation

der hohen philosophischen Facultät

der

Universität Leipzig

zur

Erlangung der Doctorwürde

vorgelegt von

Emil Schoebel

aus Grosshennersdorf.

Jena

Gustav Fischer

1890.

Vita.

Ich Friedrich Emil Schoebel, ev.-luth. Confession, Sohn des Lehrers Friedrich August Schoebel, wurde am 25. Februar 1862 zu Grosshennersdorf in Sachsen geboren. Mit meinem 5. Lebensjahre trat ich in die einfache Volksschule zu Niederfriedersdorf, wohin mein Vater übergesiedelt war. Von meinem 10. Jahr an genoss ich Privatunterricht und trat dann in die Quarta des Realgymnasiums zu Zittau ein. In dieser Anstalt bin ich bis Oberprima verblieben, aus welcher Classe ich December 1881 in die gleiche Classe des Realgymnasiums zu Borna überging, woselbst ich Ostern 1882 nach Absolvirung des Maturitätsexamens mein Reifezeugniss erhielt. Seit dieser Zeit habe ich mich bis Ostern 1889 dem naturwissenschaftlichen Studium an der Universität Leipzig gewidmet.

Zur postembryonalen Entwicklung des Auges der Amphibien.

Vorliegende Arbeit umfasst die Ergebnisse, die ich bei meinen Untersuchungen über die postembryonale Entwicklung des Sehorgans von Amphibienlarven während mehrerer Semester in dem Laboratorium des zoologischen Institutes der Universität Leipzig gewonnen habe. Der Güte des Directors dieser Anstalt, Herrn Geheimrath Prof. Dr. R. Leuckart, habe ich es zu danken, dass ich meine Studien auf dieses interessante Gebiet lenkte.

Dass es sich hierbei um äusserst interessante Verhältnisse handelt, liegt auf der Hand. Die Amphibien nehmen ja durch die Vorgänge der Entwicklung in der Gruppe der Vertebraten eine gewisse isolirte Stellung ein. Sie werden bekanntlich als Larven geboren, und erst nach einer tiefgreifenden Metamorphose zeigen sie ihre definitive Gestalt. Mit anderen Worten, bei ihnen spielt sich ein Theil der Entwicklung ausserhalb der Eihülle, während des freien Lebens, ab. Wenn nun auch zugegeben werden muss, dass eine solche postembryonale Entwicklung durchaus keinen principiellen Unterschied von einer directen Entwicklung darbietet [1], so ist doch andrerseits die grosse Bedeutung nicht zu verkennen, welche eine derartige Abkürzung des Eilebens in mancher Beziehung, z. B. für den Grad der Fertilität, für den Bau gewisser Organe etc., aufzuweisen hat. Die vom mütterlichen

---

1) Vergl. hierzu Leuckart, Ueber Metamorphose, in: Zeitschrift f. wissenschaftl. Zoologie, Bd. 3.

Körper für die Arterhaltung, für die Production einer Nachkommenschaft erübrigte Substanz wird auf eine grosse Menge von Eiern vertheilt. Jedes erhält auf diese Weise eine so stiefmütterliche Ausstattung an Bau- und Nährmaterial, dass die geringe Quantität unmöglich hinreichen kann, um die vollständige Entwicklung des Individuums unter dem Schutze der Eihülle, auf Kosten der von dem Mutterthiere überkommenen Reservestoffe ablaufen zu lassen. Das Thier muss zu einem Zeitpunkt geboren werden, wo es noch bei weitem nicht die ganze Phasenreihe der ontogenetischen Entwicklung durchlaufen hat, wo es noch weit davon entfernt ist, dem elterlichen Organismus zu gleichen. Mit der Geburt aber tritt die Nothwendigkeit der Selbsterhaltung an das Individuum heran: es muss von jetzt an den Existenzbedingungen selbständig genügen können. Es ist klar, dass die Organisation dem entsprechend gestaltet sein muss, den Verhältnissen, unter denen die weitere Lebensthätigkeit verrichtet werden soll, angepasst. Die junge Larve bringt denn auch eine Reihe provisorischer Organe zur weiteren Ausbildung, welche ihr gestatten, den noch unvollkommenen Organismus zu ernähren, dass sie im Stande ist, auf Kosten der selbst erworbenen Nahrung den Entwicklungsprocess zu vollenden. Ausser diesen provisorischen Organen, welche einer vollständigen Resorption unterworfen sind, welche das ausgebildete Thier also entbehrt — ich erinnere an die Kiemen, den Ruderschwanz, den Hornschnabel der Batrachier —, finden wir Organe, welche während der postembryonalen Entwicklung nur eine theilweise Resorption, eine Umformung erfahren, im Wesentlichen aber bestehen bleiben, so z. B. den Darmcanal der Frösche und Kröten. Endlich können wir, von diesem Gesichtspunkte betrachtet, noch eine dritte Organgruppe unterscheiden. Diese entwickeln sich während des embryonalen und postembryonalen Lebens bis zu ihrer Vollendung continuirlich weiter. Die embryonale Anlage erfährt weder eine Rückbildung noch eine Umformung, die Entwicklung schreitet fort, wenn auch vielleicht durch die neuen, wesentlich veränderten Verhältnisse nicht unerheblich beeinflusst. Hierher gehört das Auge. Gewiss bieten solche Erscheinungen, wo die Function eines Organes schon bis zu einem gewissen Grade zur Erhaltung des Individuums in Anspruch genommen wird, ehe noch das Organ vollständig entwickelt ist, ein ganz besonderes Interesse, zumal wenn es sich um ein Organ handelt, welches in seiner definitiven Gestalt, nach Abschluss der Entwicklung, einen so complicirten Bau aufzuweisen hat, wie das Auge.

Diese complicirte Construction erhellt zum Theil, wie weit die

Grenzen dieses Untersuchungsgebietes in ihrem grössten Umfange sind. Zieht man dann noch in Erwägung, dass eine vollständige, auf möglichst alle Verhältnisse eingehende Abhandlung sehr umfangreiche vergleichend-anatomische und vergleichend-embryologische Untersuchungen erheischen würde, so leuchtet ein, dass für die vorliegende Arbeit engere Grenzen gezogen werden mussten. So wurden einmal die Hilfsorgane des Auges vollständig ausser Acht gelassen und auch nur einige Vertreter der Amphibien berücksichtigt.

Die hauptsächliche Untersuchung habe ich an Larven von *Hyla arborea* und *Siredon pisciformis* gemacht. An ersteren wurde die gesammte Entwicklung des Sehorgans, sowohl die embryonale wie die postembryonale, an einer grösseren Reihe auf einander folgender Altersstufen bis zu den nothwendigen Einzelheiten verfolgt. Hieran habe ich dann vergleichende Untersuchungen, und zwar hauptsächlich der postembryonalen Entwicklungsperiode, der übrigen Vertreter, als *Triton taeniatus, Rana temporaria, Bombinator igneus, Bufo vulgaris*, angeschlossen.

Ausser diesen einleitenden Bemerkungen halte ich es noch für nothwendig, einige Worte über die Untersuchungsmethode, die ich angewandt habe, vorauszuschicken, da ich im Laufe meiner Studien so recht zu der Ueberzeugung gekommen bin, dass die Behandlung der Objecte nicht unwesentlich auf die Resultate, die man erhält, einwirkt. Man muss nämlich stets im Auge behalten, dass alle Präparate des nicht mehr lebenden Organismus Kunstproducte sind, die nur mehr oder weniger die natürlichen Verhältnisse wiedergeben. Trotzdem vermisst man leider in vielen Abhandlungen solche technischen Angaben vollständig, oder sie sind, wenn vorhanden, so ungenau, dass sie absolut werthlos sind.

Der grösste Theil meines Untersuchungsmaterials wurde in der Weise conservirt, dass ich die Thiere in eine auf ca. 40° C erwärmte concentrirte wässrige Sublimatlösung brachte und darin so lange liegen liess, bis die Lösung erkaltet war. Auch bei längerer Einwirkung (ein bis zwei Tage) hat sich mir kein Nachtheil gezeigt. Die Abtödtung geht hierbei sehr rasch vor sich, ebenso die Fixirung der Gewebe, so dass man in der Regel von so behandelten Thieren ausgezeichnete Präparate erhält. Aus dem Sublimat brachte ich die Objecte in Wasser, worin sie je nach der Grösse längere Zeit blieben, um das Fixirungsmittel zu entfernen. Die letzten Spuren desselben wurden durch schwachen Alcohol, dem einige Tropfen Jodtinctur zugesetzt waren, beseitigt. Hierauf folgte Nachhärtung in Alcohol, und

zwar kam der Reihe nach zur Verwendung 35%iger, 70%iger, 96%iger, absoluter. In letzterem wurden die Thiere bis zur weiteren Verarbeitung aufbewahrt.

Bei der Untersuchung konnte natürlich, wegen der Kleinheit des in Frage kommenden Organs, im Wesentlichen nur die Schnittmethode in Betracht kommen. Zu diesem Zwecke wurden die Larven aus abs. Alc. bis zur vollständigen Durchdrängung in Benzol gebracht und dann bei einer nicht zu hohen Temperatur (48—52° C) in Paraffin eingeschmolzen. Es wurden Schnittserien durch den Kopf in drei verschiedenen Richtungen ausgeführt: 1. senkrecht zur Horizontal-Ebene und Symmetrie-Ebene des Thieres, 2. parallel der Horizontal-Ebene, 3. parallel der Symmetrie-Ebene. Die ersteren bezeichne ich als frontale, die zweiten als horizontale und die letzteren als sagittale Schnitte. Was die Dicke derselben anbelangt, so betrug dieselbe je nach Erforderniss $^1/_{100}$—$^1/_{200}$ mm. Die Schnitte wurden mit Glycerin-Eiweiss aufgeklebt und hinterher tingirt. Hierbei kamen hauptsächlich zur Verwendung Böhmer's Hämatoxylin, Pikrokarmin nach Weigert und Boraxkarmin. Besonders die beiden ersten Tinctionsmittel lieferten vortreffliche Färbung und ausgezeichnete Differenzirung. Die gefärbten Präparate wurden nach Behandlung mit abs. Alc. mit Benzol aufgehellt und dann in Canadabalsam eingeschlossen.

Es sei noch erwähnt, dass ausser der oben beschriebenen Conservirungsmethode auch die Behandlung mit Chromsäure versucht wurde und zwar bei einer Entwicklungsreihe von *Rana temporaria*. Es wurde zunächst eine $^1/_2$%ige Lösung und dann eine 1%ige verwendet. Auch hier habe ich die gehörig ausgewaschenen Thiere in der oben angegebenen Weise einer Nachhärtung in Alcohol unterworfen. Das auf diese Art conservirte Material steht dem mit Sublimat fixirten bei weitem nach. Schon aus dem Grunde ist es weniger brauchbar, weil die gewöhnlichen, sonst so vortrefflichen Tinctionsmittel wie Hämatoxylin und Pikrokarmin beinahe vollständig im Stich lassen. Auch die von Frey für Chromsäurepräparate angegebene neutrale Karminlösung gab mir so gut wie kein Resultat. Am besten färbten noch Bismarckbraun und Cochenille. Dann aber verändert auch die Chromsäure verschiedene Gewebsformen in einer Art, dass oft die Deutung des mikroskopischen Befundes ganz erheblich erschwert, wenn nicht völlig unmöglich wird. Deshalb habe ich auch im Wesentlichen meine Untersuchungen an Sublimatpräparaten angestellt und nur ab und zu zur Vergleichung die auf die zweite Weise conservirten Larven zu Rathe gezogen.

Was die meiner Arbeit beigefügten Abbildungen anbelangt, so sind dieselben zum grössten Theil in ihren Contouren so genau wie möglich mit der Oberhäuser'schen Camera lucida angelegt und dann aus freier Hand in ihren Details ausgeführt worden. Verzerrungen sind bei dem Oberhäuser'schen Zeichenapparat, bei paralleler Lage des Objecttisches und der Zeichenfläche, fast vollständig ausgeschlossen. Etwaige Schrumpfungen und Contractionen, die ja immer bei der Conservirung eintreten, sind in den Zeichnungen nicht entfernt worden, sondern genau so wiedergegeben, wie sie die Präparate zeigen. Ueberhaupt ist alles Schematisiren thunlichst vermieden, so dass die Abbildungen möglichst genau den mikroskopischen Befund zur Anschauung bringen. Es sind immer möglichst charakteristische Präparate gezeichnet. Die Vergrösserungsziffer ist bei jeder einzelnen Zeichnung vermerkt.

Schliesslich fühle ich mich noch veranlasst, an dieser Stelle meinem hochverehrten Lehrer Herrn Geheimrath Prof. Dr. R. Leuckart den wärmsten Dank auszusprechen, Dank für das lebhafte Interesse, mit dem er meinen Untersuchungen stets gefolgt ist, Dank für die gütige Unterstützung, die er mir zu jeder Zeit und in jeder Beziehung bereitwilligst hat zu Theil werden lassen.

Literatur.

(1) Arnold, J., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Auges. Heidelberg 1874.
(2) Babuchin, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Auges, in: Würzburger Naturwissenschaftl. Zeitschr., Bd. 4.
(3) Baer, K. E. v., Untersuchungen über die Entwicklung der Wirbelthiere. Königsberg 1828.
(4) Balfour, F. M., Handbuch der vergleichenden Embryologie.
(5) Carrière, J., Die postembryonale Entwicklung der Epidermis des Siredon pisciformis, in: Archiv f. mikr. Anatomie, Bd. 24.
(6) Dogiel, A., Zur Frage über den Bau der Retina bei Triton cristatus, in: Arch. f. mikr. Anat., Bd. 24.
(7) Ecker, A., Die Anatomie des Frosches. Braunschweig 1864.
(8) Ecker, A., Icones physiologicae.

(9) Götte, A., Die Entwicklungsgeschichte der Unke (Bombinator igneus) als Grundlage einer vergleichenden Morphologie der Wirbelthiere. Leipzig 1875.
(10) His, W., Untersuchungen über die erste Anlage des Wirbelthierleibes. Leipzig 1868.
(11) — Unsere Körperform und das physiologische Problem ihrer Entstehung. Leipzig 1875.
(12) Hoffmann, C. K., Ueber den Bau der Retina bei Amphibien und Reptilien, in: Niederländisches Archiv f. Zoologie, Bd. 3.
(13) Kessler, L., Zur Entwicklung des Auges der Wirbelthiere. Leipzig 1877.
(14) Koelliker, A., Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höheren Thiere. Leipzig 1861.
(15) Landolt, E., Beiträge zur Anatomie der Retina von Frosch, Salamander und Triton, in: Arch. f. mikr. Anat., Bd. 2.
(16) Leuckart, R., Organologie des Auges, in: Graefe-Saemisch, Handbuch der gesammten Augenheilkunde, Bd. 2, Th. 2. Leipzig 1876.
(17) Lieberkühn, N., Ueber das Auge des Wirbelthierembryo, Kassel 1872.
(18) Löwe, L., Beiträge zur Anatomie des Auges, in: Arch. f. mikr. Anat., Bd. 15.
(19) — Die Histogenese der Retina nebst vergleichenden Bemerkungen über die Histogenese des Centralnervensystems, ebenda Bd. 15.
(20) Müller, H., Gesammelte und hinterlassene Schriften zur Anatomie und Physiologie des Auges, Bd. 1. (Herausgegeben von Otto Becker.) Leipzig 1872.
(21) Müller, W., Ueber die Stammesentwicklung des Sehorganes der Wirbelthiere. (Festgabe an Carl Ludwig.) Leipzig 1875.
(22) Rathke, H., Entwicklungsgeschichte der Wirbelthiere, 1861.
(23) Remak, R., Untersuchungen über die Entwicklung der Wirbelthiere, Berlin 1851.
(24) Schiefferdecker, P., Studien zur vergleichenden Histologie der Retina, in: Arch. f. mikr. Anat., Bd. 28.
(25) Schultze, M., Observationes de retinae structura penitiori. Bonnae 1859.
(26) — Zur Anatomie der Retina, in: Arch f. mikr. Anat., Bd. 2.
(27) — Ueber Stäbchen und Zapfen der Retina, ebenda Bd. 3.
(28) Virchow, H., Ueber die Gefässe im Auge und in der Umgebung des Auges beim Frosch, in: Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bd. 35.
(29) Wiedersheim, R., Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere. Jena 1883.

Gewiss werden ausser diesen angeführten Schriften noch andere existiren, welche gleichfalls zu der einschlägigen Literatur gehören. Indessen glaube ich doch das Wesentliche verzeichnet zu haben. Die grösste Anzahl dieser Abhandlungen hat mir im Original vorgelegen, und nur bei einigen wenigen musste ich mich mit anderweitig abgedruckten Citaten begnügen. Eine Inhaltsangabe der speciell interessi-

renden Abschnitte hier zu geben, halte ich für überflüssig. Ich werde vielmehr im Verlauf der Darstellung meiner Untersuchungen an verschiedenen Stellen Veranlassung nehmen, auf die Darstellung anderer Autoren hinzuweisen, um dieselben mit meinen eigenen Resultaten zu vergleichen, beziehentlich zu kritisiren.

I. Capitel.

Die erste Anlage und die embryonale Entwicklung des Auges der Amphibien.

Wenn sich die vorliegende Arbeit auch im Wesentlichen mit der postembryonalen Entwicklung des Sehorganes der Amphibien befassen soll, so halte ich es doch für zweckmässig, auch die embryonalen Entwicklungsvorgänge bis zu einem gewissen Grade zu berücksichtigen. Schon der Umstand, dass die Individuen sogar derselben Gattung selten auf gleicher Entwicklungsstufe in das freie Leben treten, der Eintritt der Geburt vielmehr durch äussere Momente nicht unwesentlich beschleunigt wird, scheint mir ein solches Zurückgreifen auf die Genese in der Eihülle fast unerlässlich zu machen. Ich werde mich hierbei natürlich nur auf das Nothwendigste beschränken und die Thatsachen im Wesentlichen an einem Vertreter, an *Hyla arborea,* darstellen. Alle Angaben gelten zunächst für dieses Thier, wenn nicht anders angegeben, sind aber ohne wesentliche Veränderung, wie ich gleich hier erwähnen will, auch für die anderen von mir untersuchten Familien, also wohl für alle hier in Betracht kommenden Amphibien giltig.

Die von C. E. v. Baer beim Hühnchen entdeckte Thatsache, dass sich die erste Anlage des Auges als seitliche, hohle Hervortreibung des vorderen Hirnbläschens darstellt, hat für die Vertebraten die weitestgehende Giltigkeit. Auch bei den Amphibien zeigen sich schon sehr frühzeitig zwei symmetrische, senkrecht auf der Längsaxe des Thieres stehende Aussackungen des vorderen Theiles des Medullarrohres. In welche Zeit die ersten Spuren dieser Anlage fallen, lässt sich, wie schon Kessler sehr richtig bemerkt, kaum constatiren. Ehe sich noch das Rückenmark in seinem vorderen Ende vollständig abgeschnürt hat, sind bereits zwei seitliche Hirnhöcker deutlich zu er-

kennen. Dieselben vergrössern sich nun immer mehr und gestalten sich im Querschnitt, wie es die Figg. 1 und 6 zeigen. Von jetzt an erscheint es vielleicht gerechtfertigt, für diese Gebilde einen selbständigen Namen, den der primären Augenblase, zu gebrauchen. Die überall ziemlich gleich starken Wandungen derselben setzen sich unmittelbar in das Hirn fort, und der Hohlraum, den sie einschliessen, in das Lumen des Hirnrohres, ohne dass eine wesentliche Verengung an der Basis vorhanden wäre. Die spindelförmigen Zellen sind ebenso wie im übrigen Theile des Centralnervensystems radiär gestellt (welchen Befund freilich nicht alle Präparate gleich deutlich zeigen), und zwar dem Anschein nach in mehreren Schichten über einander. Ob in Wirklichkeit auf diesem Stadium nur eine Schicht besteht, wie dies von Babuchin behauptet worden ist, so dass die Zellen mit ihren Enden von der äusseren zur inneren Peripherie reichen, habe ich nicht constatiren können. Berücksichtigt man das Verhalten noch früherer Stadien, so scheint es allerdings nicht ganz unwahrscheinlich, dass die Augenblasenwand nur aus einer Schicht besteht. An ganz jungen Embryonen von *Siredon pisciformis* ist die erste Augenanlage, ebenso wie die des gesammten Centralnervensystems, aus nur einer Schicht von schönen, langen, radiär gestellten Zellen aufgebaut, deren Kerne in verschiedener Höhe liegen. Nur dadurch, dass an diesen jungen Thieren die Zellgrenzen sehr deutlich hervortreten, wird man vor der Ansicht gewahrt, dass man es mit mehreren über einander gelegenen Zellenschichten zu thun hat. Ob man es auf späteren Entwicklungsstufen mit solchen Verhältnissen zu thun hat, mag ich nicht entscheiden. Die spätere Entwicklung der Retina spricht dagegen. Die spindelförmigen Zellen besitzen meist langgestreckte Kerne mit mehr oder weniger unregelmässigen Contouren. Wie überhaupt das Centralnervensystem der Amphibien, besitzt auch die primäre Augenblase Pigment, bei diesen jungen Embryonen besonders an der inneren Peripherie.

Der distale Pol der Augenblase ist nach der grössten Anzahl der Präparate anscheinend unmittelbar von der inneren Schicht des Ectoderms bedeckt, welche auf diesem Entwicklungsstadium noch nicht so innig mit der äusseren verbunden ist wie später, ein Umstand, der nicht ganz uninteressant ist. Wie kommt es, dass diese zweite, gleichsam subectodermale Schicht, die doch nach der heutigen Keimblättertheorie znm Ectoderm gerechnet wird, auf Horizontal- und Frontalschnitten junger Stadien, im ganzen Umfange, entweder vollständig von der äusseren Zellenlage isolirt ist oder doch nur sehr locker mit

ihr zusammenhängt, während sie in das weiter nach innen gelegene Gewebe (das Mesoderm) an verschiedenen Stellen unverkennbar übergeht? In einer neueren Abhandlung über die Keimblätterbildung beim Frosch von O. SCHULTZE (in: Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bd. 47) wird diese Spalte, die sich zwischen den beiden ectodermatischen Schichten hinzieht, als ein Kunstproduct bezeichnet, veranlasst durch zu starke Erhitzung bei der Paraffineinschmelzung. Diese Ansicht muss ich nach meinen Erfahrungen als nicht ganz zutreffend bezeichnen. Abgesehen davon, dass eine zu starke Erhitzung bei den von mir hergestellten Präparaten sicher nicht vorgekommmen ist, möchte ich noch auf den Umstand hinweisen, dass jene Spalte mit zunehmendem Alter immer mehr verschwindet und eine immer innigere Verbindung beider Schichten eintritt. Während alle Präparate von jungen Larven, beziehentlich Embryonen zwei deutlich gesonderte Lagen erkennen lassen, zeigen ältere Thiere dieselben zu einer einzigen verschmolzen. Auf diese Thatsache näher einzugehen, kann nicht meine Absicht sein. Ich wollte dieselbe nur nicht unerwähnt lassen, weil, wie ich glaube, auch sie deutlich zeigt, dass in der Theorie von der Keimblätterbildung noch manches Dunkel herrscht.

Ich sagte oben, der distale Pol der primären Augenblase scheine unmittelbar vom Ectoderm bedeckt zu sein. Unter der grossen Anzahl von Präparaten, die ich daraufhin untersuchte, ob nicht etwa analog dem Verhalten bei den Säugethieren sich zwischen Ectoderm und primärer Augenblase eine dünne Mesodermlage hinzöge, zeigten mir die meisten weiter nichts, als dass die Ränder der die Augenblase umgebenden Mesodermmassen sich zwischen jene und das Ectoderm etwas vordrängten. Mir erschien dieses Sichdazwischendrängen auffällig, und so untersuchte ich eine weitere Anzahl von Präparaten, wobei ich denn auch an dünnen, intensiv gefärbten Schnitten ganz deutlich habe constatiren können, dass sich allerdings zwischen der Hirnausstülpung und der inneren Ectodermlage eine Mesodermlamelle, wenn auch eine sehr dünne, befindet. Ich werde Gelegenheit haben, in einem späteren Capitel auf dieses Factum zurückzukommen.

Im weiteren Verlauf der Entwicklung wird die bis dahin im Bau der primären Augenblase bestehende Symmetrie gestört. Man erkennt auf Frontalschnitten (Fig. 7), dass, während die Basis sowohl in ihrer Lage als in ihrem Bau fast unverändert bleibt, der distale Theil durch ungleichmässiges Wachsthum sich dorsalwärts und gleichzeitig ein wenig nach rückwärts erstreckt, wie Horizontalschnitte (Fig. 2) das darthun. Auf diesem Stadium gewinnt es den Anschein, als ob die zu beiden

Seiten des Hirnrohres liegenden Mesodermmassen (Kopfplatten) durch weiter greifende Wucherung die Augenblasen von ihrem Mutterboden abchnürten. Wenn man aber die feste Beschaffenheit des Centralnervensystems sammt seiner Anhänge mit der weichen, lockeren Structur der Kopfplatten vergleicht, kann man kaum an einen mechanischen Effect, eine Abschnürung denken, den die zartere Gewebsform der resistenteren gegenüber ausüben könnte. Es müssen entschieden andere Factoren thätig sein, um diese Abschnürung sammt der damit zusammenhängenden Lageveränderung der primären Augenblase zu bewerkstelligen, und ich glaube, dass auf den distalen Pol der noch symmetrischen Hirnausstülpungen localisirtes Wachsthum, verbunden mit der fast directen Anlagerung an die bereits recht solide Körperumhüllung, eines der einflussreichsten Momente zu jener asymmetrischen Weiterbildung ausmacht. Dass localisirtes Wachsthum vorhanden ist, zeigt sich deutlich, wenn man die Dicke der ursprünglich gleichstarken Wandung der primären Augenblase an verschiedenen Stellen vergleicht. Während der distale Theil immer an Dicke zunimmt, wird der andere Theil nicht nur relativ, sondern sogar absolut dünner. Die Differenzirung ist jetzt so weit fortgeschritten, dass sich ein weiterer Theil der ersten Augenanlage, der Augenblasenstiel, unterscheiden lässt. Er ist nichts anderes als die Bahn, in welcher der spätere Nervus opticus verläuft. Sie stellt gleichsam eine Brücke dar, welche das sich immer mehr als selbständiges Organ entwickelnde Auge mit seinem Mutterboden, dem centralen Nervensystem, in unmittelbarem Zusammenhange erhält.

Was nun die weitere Umwandlung dieser ursprünglichen Augenanlage anbelangt, so mag hier zunächst im Anschluss an Koelliker's Darstellung „zur Erleichterung des Verständnisses der etwas schwierigen Verhältnisse“ folgende allgemeine Uebersicht Platz haben.

Das uns in seiner definitiven Gestalt als Bulbus entgegentretende Auge wird nicht in seiner Totalität von der primären Augenblase gebildet, es besteht vielmehr:

1) aus der doppelwandigen, lateral und ventral eingestülpten primären Augenblase: die distale Wand liefert die Retina, die proximale das Pigmentum nigrum;

2) aus den gleichsam einstülpenden Wucherungen, von welchen die laterale dem Ectoderm, die ventrale dem Mesoderm angehört: die laterale Wucherung liefert die Linse, die ventrale den Glaskörper;

3) aus der, dem Mesoderm entstammenden Umhüllung des Gan-

zen, aus welcher sich im Laufe der Zeit Sclera und Cornea sammt der Chorioidea differenziren.

Die distale Lamelle der primären Augenanlage, die also um ein Beträchtliches dicker geworden ist als die proximale, zeigt bald eine weitere Veränderung. Anfangs noch auf beiden Seiten, der äusseren und inneren, convex gekrümmt, beginnt sie jetzt sich in das Innere der primären Augenblase einzusenken, so dass die vordere Convexität verschwindet und die hintere convexe Fläche sich allmählich an die proximale Wand anlegt, aus der einwandigen Blase mithin ein zweiwandiges becherförmiges Gebilde entsteht, welches man in der Regel mit dem Namen der secundären Augenblase bezeichnet, welches aber viel besser den Namen „Augenbecher" verdient. Wie schon in der obigen Uebersicht angegeben, liefert die nach aussen gekehrte, bedeutend dickere Wand dieses Augenbechers die Retina, die dünne, im weitaus grössten Verlaufe einschichtige, dem Hirn zugekehrte das Pigmentum nigrum. Während der ganzen embryonalen Entwicklung zeigen beide Lamellen so gut wie keine Veränderung, abgesehen davon, dass sich in der distalen bereits Pigment anzuhäufen beginnt, und dass der Rand, an welchem die beiden Lamellen in einander übergehen, sich etwas zuspitzt und durch Auswachsen die Augenbecheröffnung etwas verengt. Die eben geschilderten Vorgänge veranschaulichen die Figuren 3 und 8, 4 und 9, 5 und 10.

Zu gleicher Zeit mit der Einstülpung oder richtiger der Einsenkung der primären Augenblase an dem seitlich gelegenen Pole vollzieht sich an der inneren Ectodermschicht an der Stelle, die über jener Einsenkung liegt, ein ganz ähnlicher Vorgang. Es bildet sich hier die Linse. Dies geschieht in der Weise, dass sich zunächst die schon ziemlich fest verbundenen beiden Ectodermschichten an der betreffenden Stelle lösen und auseinanderweichen. Unwesentlich erscheint es hierbei, dass in manchen Fällen die äussere Schicht sich entweder kurze Zeit vorher oder während der Spaltbildung etwas verdickt. Schon der Umstand, dass diese Verdickung nicht ausnahmslos stattfindet, lässt uns einen Schluss auf die geringe Bedeutung dieses Vorganges thun. Was nun die eigentliche Linsenentwicklung anbelangt, so beginnt dieselbe mit einer Verdickung der innern Ectodermschicht. Diese entsteht aber nur dadurch, dass die Anfangs mehr rundlichen Zellen zu langen Cylinderzellen auswachsen. Nach aussen zu finden sie aber bald ein Hinderniss in der äusseren Ectodermschicht. Dadurch mag vielleicht, bei dem ausgedehnten Flächenwachsthum der die Linse bildenden Partie, der Anstoss zu einer Einsenkung gegeben

werden. So vollzieht sich denn die erste Linsenanlage genau in derselben Weise, wie sie von den höheren Vertebraten bekannt ist, nur mit der unwesentlichen Modification, dass die äussere Ectodermschicht, die bei der Bildung unbetheiligt bleibt, sich über die ganze Anlage hinwegzieht. Und nicht nur bei *Hyla arborea* geht der Process, wie geschildert, vor sich, sondern auch bei den übrigen Amphibien, wie schon an Vertretern verschiedener Familien beobachtet worden ist. Ich habe mich auch nach eigenen Untersuchungen davon überzeugt, dass überall bis auf ganz unwesentliche Verschiedenheiten eine vollständige Uebereinstimmung in den Entwicklungsvorgängen herrscht. Nach Götte sollte bei *Bombinator igneus* die Linse als solide Wucherung des Ectoderms entstehen und erst später nach der Abschnürung hohl werden. Schon Balfour spricht die Vermuthung aus, dass sich Götte hierin aller Wahrscheinlichkeit nach geirrt habe. Fig. 13 und Fig. 14 sind die Abbildungen zweier Schnitte durch Augen von *Bombinator igneus*, wie ich sie erhalten habe. Fig. 13 würde vielleicht mit der Auffassung Götte's stimmen. Wenn nun auch die Mehrzahl der Schnitte solche Bilder giebt, kann es doch keinem Zweifel unterliegen, dass Fig. 14 die richtigen Verhältnisse darstellt. Es kommt lediglich auf eine glückliche Schnittrichtung hierbei an, um sofort zu der Ueberzeugung zu kommen, dass es sich um eine Einsenkung und nicht um eine solide Wucherung des Ectoderms handelt. Freilich muss es dahingestellt bleiben, ob denn überhaupt zwischen beiderlei Arten der Entwicklung ein Unterschied von principieller Bedeutung besteht. Ich würde es als durchaus unwesentlich und von dem allgemeinen Constructionstypus nicht im geringsten abweichend erachten, wenn nachgewiesen würde, dass bei irgend einem Individuum sich die Linse in solider Form anlegt.

Die Einsenkung der inneren Ectodermschicht, die Linsengrube, vergrössert sich zunächst, dann aber wird sie dadurch verkleinert, dass die Umschlagsränder der sich mehr und mehr zu einer Blase umbildenden Grube einander näher rücken, und zwar bis zur Berührung und gegenseitigen Verschmelzung. Wir haben es dann mit einer hohlen Linsenblase zu thun, die durch einen kurzen, soliden Stiel mit ihrem Mutterboden in Verbindung steht. Diese Verbindung bleibt allerdings nur sehr kurze Zeit bestehen, sie wird bald gelöst, und dann liegt die Linse als selbständiges Gebilde innerhalb des kreisförmigen Randes des Augenbechers. Hiermit schliesst in der Regel die embryonale Entwicklung ab, zum wenigsten bei den Batrachiern. Figg. 8, 9, 10, 11.

Gleichzeitig mit der Einsenkung am distalen Pole der primären Augenblase und der an dieser Stelle stattfindenden Linsenbildung wird auch die Ventralfläche der Augenblase gegen die dorsale gedrängt, so dass jene eigenthümliche haubenförmige Gestalt zu Stande kommt. Es communicirt der zwischen Linse und distaler Lamelle der secundären Augenblase auftretende Hohlraum, welchen später der Glaskörper ausfüllt, durch eine meridional verlaufende Spalte, die fötale Augenspalte, mit der von den Kopfplatten erfüllten Umgebung des Auges. Auf diese Bildung will ich hier nur kurz hingewiesen haben, die eigentliche Besprechung soll bei Abhandlung der postembryonalen Entwicklungsperiode stattfinden. Fig. 12.

Was schliesslich jene Theile des Auges anbelangt, die aus den die primäre Augenblase umhüllenden Mesodermmassen ihren Ursprung nehmen, so will ich auch auf sie an dieser Stelle nicht eingehen, weil der grösste Theil der Entwicklung derselben in das freie Leben fällt.

Die postembryonale Entwicklungsperiode.

Wenn es sich im weiteren Verlaufe der Darstellung um die postembryonale Entwicklung handelt, so wird es nothwendig sein, zunächst auf den Zeitpunkt Rücksicht zu nehmen, mit welchem diese Periode beginnt. Ich hatte schon an einer früheren Stelle Gelegenheit, zu bemerken, dass die Geburt, d. i. der Eintritt ins freie Leben, bei den Amphibienlarven zeitlich durchaus kein regelmässiger ist. Ganz abgesehen davon, dass die Batrachier auf einer relativ früheren Entwicklungsstufe das Ei verlassen als die Caudaten, was gewiss damit zusammenhängt, dass letztere im Verhältniss zu ihrer Grösse aus relativ grösseren Eiern entstehen als erstere, also für die embryonale Entwicklung einen grösseren Vorrath an Reservestoffen erhalten, so besteht doch auch bei derselben Art oft ein ganz auffälliger Unterschied in der Eintrittszeit der Geburt. Es wird derselbe nicht unwesentlich durch mechanische Momente beschleunigt, wie z. B. durch Wind und starken Regen, indem durch diese das Wasser, in welchem der Laich sich befindet, stark bewegt wird. Ich habe in dieser Beziehung einige Beobachtungen angestellt. Von einem Laichballen von *Rana temporaria,* der in einem Wind und Wetter sehr ausgesetzten Tümpel abgelegt worden war, brachte ich einen Theil in zwei Versuchsaquarien. Das eine stellte ich an einen vollständig ruhigen Ort, so dass das Wasser nicht im geringsten bewegt werden konnte, während ich bei dem anderen durch einen einfliessenden Wasserstrahl den Inhalt

in fortgesetzter Bewegung erhielt. Trotzdem nun in dem letzteren die die Entwicklung bedingenden Verhältnisse sich zum Theil ungünstiger stellten, indem durch den fortgesetzten Wasserwechsel die Temperatur des Wassers immer etwas, oft aber sogar um mehrere Grad tiefer war als in dem anderen Aquarium, verliessen die Larven doch frühzeitiger die Eihüllen, wenn sie auch weniger weit entwickelt waren. Was den in jenem exponirten Tümpel zurückgelassenen Laich anbelangt, so war dieser ungefähr zu gleicher Zeit mit dem in dem bewegten Bassin befindlichen ausgeschlüpft. Freilich zeigten die im Freien entwickelten Individuen bei ihrer Geburt eine etwas fortgeschrittenere Entwicklung, aber immerhin standen dieselben doch noch nicht auf der Stufe, die jene Thiere innerhalb der Eihüllen erreichten, die durch eigene Bewegung, ohne äussere mechanische Hilfe, dieselben zerreissen mussten.

Bedenkt man nun, unter wie verschiedenartigen Localitäts- und Witterungsverhältnissen sich die Amphibieneier entwickeln, so wird man nach dem eben Mitgetheilten leicht einen Schluss ziehen können, auf wie verschiedenen Entwicklungsstufen und nach wie verschiedener Entwicklungsdauer die Larven in das freie Leben treten. Es ist deshalb unmöglich, für die Geburt einen ausnahmslos geltenden Zeitpunkt anzugeben. Es würde also durchaus werthlos sein, das Alter des betreffenden Thieres anzugeben, wie es bei sich vollständig gleichmässig entwickelnden Embryonen, etwa dem Hühnchen, üblich ist. Aber ebenso wie das Lebensalter ist auch die Körpergrösse kein richtiger Maassstab für das Entwicklungsstadium, auf dem das gerade der Untersuchung dienende Thier sich befindet. Ich halte auch sonst eine Alters- und Grössenangabe nicht gerade für nothwendig, und in dem vorliegenden Falle, wo durch dieselben leicht Irrungen veranlasst werden können, sogar für unzweckmässig.

Bei den Batrachiern, wenigstens bei den von mir untersuchten Arten, ist als ungefähre Grenze zwischen embryonaler und postembryonaler Entwicklung diejenige Entwicklungsstufe anzusehen, auf der sich die Linse vom Ectoderm abgeschnürt hat und uns als eine Blase entgegentritt (Fig. 11). So verhält es sich wenigstens bei ca. 50—60 % der untersuchten Larven. Ein Theil, vielleicht 10—20 %, tritt früher, während die Linse noch mit dem Ectoderm zusammenhängt, in das freie Leben, der andere Theil später auf einem Stadium, in dem die Linsenblasenhöhle bereits fast vollständig ausgefüllt ist. Bei den Caudaten scheint dieses letztere Stadium die durchschnittliche Grenze abzugeben.

Vielleicht lässt sich auch in der Zeit, wann die betreffenden Arten laichen, ein Anhalt für die Bestimmung des Eintritts der Geburt finden. In dem Jahre, in welchem ich hauptsächlich mein Untersuchungsmaterial gesammelt habe, hat es mir scheinen wollen, als ob die Amphibien, die am zeitigsten laichen, bei der Geburt die am wenigsten weit entwickelten Larven besitzen. Ob freilich unter allen Umständen dieses Verhalten als gesetzmässig sich herausstellt, habe ich nicht constatiren können; es müssten zu diesem Zwecke eine längere Reihe von Jahren hindurch Beobachtungen an möglichst verschiedenen Localitäten angestellt werden. Da die Caudaten in der Regel später ihre Eier ablegen als die Batrachier, so liesse sich dies Verhalten bei *Triton taeniatus* und *Siredon pisciformis*, welche ja auf einer höheren Entwicklungsstufe geboren werden, theilweise — von dem bereits oben erwähnten Umstande abgesehen — vielleicht gleichfalls auf Rechnung dieses Factums schreiben.

II. Capitel.

Die Linse.

Wie bereits erwähnt, beginnt die postembryonale Entwicklungsperiode bei den Batrachiern nach meinen Beobachtungen ungefähr mit dem Stadium, wo sich die Linse eben als Blase von der inneren Ectodermschicht losgeschnürt hat. *Hyla arborea* zeigt bei ihrer Geburt Verhältnisse, wie ich sie in Fig. 11, welche einen ganzen Querschnitt durch die Augengegend darstellt, und in Fig. 15, welche die Linse stark vergrössert wiedergiebt, gezeichnet habe. Letztere repräsentirt um diese Zeit eine Hohlkugel, die ringsum vollständig geschlossen ist. Die Zellenschale, welche die Linsenblase bildet, ist durchgängig einschichtig, wie die innere Ectodermschicht, der Mutterboden derselben. Wenn es auch an einer grossen Anzahl von Schnitten an verschiedenen Stellen den Anschein hat, als ob darin zwei oder drei Zellen hinter einander lägen, so ist dies doch nur scheinbar der Fall. Es lässt sich unschwer constatiren, dass nur die Schnittrichtung an einem solchen Befunde Schuld trägt. Dieselbe ist nicht genau in der Richtung der einen Zelle verlaufen und hat noch die darunter gelegene Zelle getroffen. Der betreffende Schnitt zeigt dann den Anschnitt zweier Zellen neben einander, so in Fig. 15 an der medialen Wand. Die bei der

Linsenanlage zunächst entstehende Verdickung des Ectoderms (cf. Fig. 3 *l*) bleibt während der Blasenbildung fortbestehen, und auch nach der Isolirung misst die jener Verdickung entsprechende proximale Wand, die aus langgestreckten Zellen besteht, gegenüber der distalen, die mehr cubische Zellen aufzuweisen hat, ungefähr das Doppelte. Der Gestalt und der Grösse der Zellen entsprechend sind auch die Kerne geformt. Die jetzt noch mehr oder weniger unregelmässig gestaltete Linsenhöhle ist nur in den seltensten Fällen vollständig leer. In der Regel finden sich in derselben eine Anzahl Zellen (cf. Fig. 15), die bei der Verschmelzung der Umschlagsränder der noch mit dem Ectoderm im Zusammenhange stehenden Linsenblase als überschüssig aus dem Verbande der einschichtigen Zellenlage ausrangirt worden sind. Ihr Bestand ist von sehr kurzer Dauer, sie fallen rasch einer Auflösung und Resorption anheim. Dass solche Reste des Linsenhalses auch zwischen Ectoderm und Linse vorkommen, wie sie Kessler beim Hühnchen gefunden hat, ist sehr wahrscheinlich, sie sind mir aber bei meinen Untersuchungen nicht begegnet.

In dem sich nun rasch vollziehenden Weiterverlauf der Entwicklung ist es vor allen Dingen die proximale Wand der Linsenblase, welche unser Interesse in Anspruch nimmt, denn die distale zeigt, ausser dem mit der Grössenzunahme der Linse sich nothwendig machenden Flächenwachsthum und der damit im Zusammenhang stehenden Vermehrung der sie constituirenden Elemente, keine besondere Veränderung, davon abgesehen, dass die einzelnen Zellen bis zu einer gewissen Grenze immer mehr an Grösse abnehmen. Sie bildet das sogenannte Linsenepithel. Die schon von vornherein etwas langgestreckten Zellen jenes proximalen Linsenblasensegmentes produciren die gesammte eigentliche Linsensubstanz, die Linsenfasern. Zunächst wachsen diese Zellen sammt ihren Kernen, mehr oder weniger parallel verlaufend, in die Länge, und zwar so, dass die in der Axe gelegenen die grösste Wachsthums-Intensität aufweisen, diese aber in dem Maasse abnimmt, wie die Zellen von der Axe der Linse entfernt sind. Es entsteht so auf dem Linsengrunde ein nach dem Lumen zu convex gekrümmter Meniscus, dessen Rand unmittelbar in die vordere Linsenwand, das Epithel, übergeht. Doch dieses Verhalten bleibt nicht lange bestehen. Der Umstand, dass durch sehr energisches Flächenwachsthum des Linsenepithels die Stelle, an welcher dasselbe in den Meniscus übergeht und welche den eigentlichen Faserbildungsherd abgiebt, wenn nicht geradezu nach dem proximalen Pole gedrängt, so doch in unverhältnissmässig geringer Entfernung davon gehalten wird, bedingt

es, dass die an jener Uebergangsstelle zur Faserbildung herangezogenen Epithelzellen bei ihrer Streckung um die vor ihnen liegende Fasermasse herumwachsen müssen und so jene concentrisch-geschichtete Schalenstructur entsteht, die wir bei älteren Linsen deutlich ausgeprägt finden. Figg. 16, 17 und 18 veranschaulichen diesen Vorgang in drei verschiedenen Altersstufen. Fig. 16 repräsentirt das Stadium, auf welchem die Zellen der hinteren Halbkugel parallel verlaufend mit convex gekrümmter Oberfläche in den Linsenhohlraum hineinwachsen. Die Uebergangsstelle zwischen Epithel und werdender Linsensubstanz wird aber rasch von dem Aequator nach dem proximalen Pole hin verlegt (cf. Fig. 17) und damit sowohl bei den bereits vorhandenen Faserzellen, als auch den neu hinzukommenden die Nothwendigkeit eines gekrümmten Verlaufes hervorgerufen. Die Fasern erstrecken sich mehr oder weniger genau kreisförmig, mit ihren Enden jederseits die Linsenaxe und die correspondirende Faser der gegenüberliegenden Seite treffend. Jede neu hinzukommende Zellenlage umschliesst die älteren und trägt zur allmählichen Obliteration des Linsenhohlraums bei. Vollständig freilich verschwindet derselbe nie, denn zu einer Verschmelzung zwischen dem Linsenepithel und den Fasern kommt es nicht, vielmehr bleibt stets eine feine Spalte zwischen beiden bestehen, allerdings so fein, dass sie kaum wahrzunehmen ist. Fig. 18 zeigt uns eine Linse, bei welcher die Annäherung bis auf das bestehen bleibende Minimum stattgefunden hat. Im Wesentlichen ist jetzt die Linsenentwicklung beendet, denn wenn wir diese Verhältnisse mit denen eines ausgebildeten Thieres vergleichen, so besteht bis auf die Grösse kaum ein nennenswerther Unterschied. Die Kerne der zu Fasern metamorphosirten Zellen sind bereits in den centralen Partien so weit degenerirt, dass es überhaupt schwer fällt oder ganz unmöglich ist, dieselben noch zu erkennen. Später schwinden sie vollständig. Nur in der Nähe des Bildungsherdes, jener Uebergangsstelle, bleiben in den peripherischen Faserschichten zu allen Zeiten deutliche Kerne wahrnehmbar, so dass man auf jeder Entwicklungsstufe den rein zelligen Ursprung des Linsenkörpers zu constatiren im Stande ist. Der Grad der fortschreitenden Umwandlung der Epithelzellen in Linsenfasern lässt sich sehr schön an Präparaten verfolgen, die mit Pikrokarmin tingirt sind. Während die jüngeren, an der Peripherie gelegenen Faserschichten mit noch deutlichen Kernen die Karmintinction aufweisen, tritt bei den inneren, bereits vollständig metamorphosirten Lagen die gelbe Färbung der Pikrinsäure auf. In Folge dessen zeigt sich die Linse junger Larven noch vollständig roth, allmählich tritt mit zunehmen-

dem Alter ein gelber Kern auf, und im ausgewachsenen Zustande erscheint beinahe die ganze Linse intensiv gelb gefärbt.

Was die Gestalt der Linse anlangt, so ist diese im ausgebildeten Zustande eine vollständige Kugel. Bei jüngeren Stadien ist der Tiefendurchmesser um ein Merkliches grösser als der Aequatorialdurchmesser und das vordere Segment stärker gekrümmt als das hintere. Es scheint in der auf diese Weise verkürzten Focalentfernung ein Aequivalent für die mit dem Alter zunehmende Dichte und die dadurch bedingte grössere Brechungskraft gegeben zu sein. Im Laufe der Entwicklung tritt allmählich ein Ausgleich der bestehenden Differenzen ein. Ich kann nicht glauben, dass mangelhafte Härtung oder dergleichen Veranlassung zu einer solchen Linsengestaltung gegeben hat, denn aus den Zeichnungen, die Kessler vom *Triton* liefert, lässt sich ein vollständig gleiches Verhalten entnehmen.

Es bleibt jetzt noch übrig, einen Blick auf die Fasern selbst zu werfen. Es ist nothwendig, dass die Linse entweder in ihrer Totalität eine möglichst homogene, gleich dichte Structur besitzt oder aber doch zum wenigsten eine solche in den einzelnen concentrischen Schichten aufzuweisen hat, wenn andernfalls nicht durch die sonst resultirende unregelmässige Lichtbrechung die Function des Auges wesentlich beeinträchtigt werden soll. Aus diesem Grunde ist es nothwendig, dass die Stücke, welche die einzelnen Schalen zusammensetzen, so gestaltet sind, dass sie beim Auseinanderlegen eine gleich starke und continuirliche Wand bilden. Die Fasern dürfen deshalb nicht in gleicher Breite bis an die Axe wachsen, sondern müssen die Gestalt sphärischer Zweiecke annehmen, die in der Aequatorialgegend ihre grösste Breite besitzen und nach den in der Axe gelegenen Enden hin sich zuspitzen. Fig. 21 zeigt einen Linsenanschnitt, der deutlich dieses Verhalten illustrirt. Was die Aneinanderlagerung der Fasern betrifft, so gebe ich zur Veranschaulichung Fig. 22. Die bandartig abgeplatteten Fasern sind so in einander geschoben, dass sie auf ihrem Querschnitte flache Sechsecke zeigen. Zähnelungen an den Rändern der einzelnen Fasern, wie sie bei Fischen vorkommen, sind bei den Amphibien nicht vorhanden.

Schliesslich habe ich bei der Schilderung der Entwicklungsvorgänge der Linse noch eines Theiles zu gedenken. Es ist die in Bezug auf ihre Herkunft allerdings sehr streitige Linsenkapsel. Bereits Remak hat sich damit beschäftigt, zu entscheiden, „ob sie dem Hornblatte oder den Kopfplatten ihre Entstehung verdankt“. Wegen unzulänglicher eigener Beobachtungen konnte er aber zu keiner definitiven Ant-

wort sich entschliessen, sondern nur zu der Vermuthung, dass die Kapsel, wenn man nach Analogien schliessen könne, aller Wahrscheinlichkeit nach aus den Kopfplatten entstanden sein dürfte. Kölliker dagegen deutet sowohl beim Hühnchen als bei den Säugethieren die Linsenkapsel als ein Ausscheidungsproduct der Linsenzellen, also eine Cuticularbildung. Gleicher Ansicht ist H. Müller (in: Arch. f. Ophthal., Bd. 2, Abth. 2, 1856), entgegengesetzter, d. h. für Entstehung aus den Kopfplatten, eine Reihe anderer Forscher, wie Lieberkühn, Arnold, Sernoff u. s. w. Kessler, der auch in dieser Beziehung eingehende Untersuchungen gemacht hat, kommt am Schlusse der Darlegung seiner Befunde zu dem Resultat: „Es liegt auf der Hand, dass meine vorstehend mitgetheilten Befunde keine andere Deutung zulassen, als die, dass die Linsenkapsel ein Ausscheidungsproduct der die Linse constituirenden Zellen ist.“ An einer späteren Stelle schliesst er sein Capitel über die Entwicklung der Linsenkapsel mit den Worten: „Schliesslich bemerke ich noch, dass, was die Linsenkapsel anbelangt, ich in meinen sämmtlichen Präparaten aus anderen Thierklassen (Hecht, Triton, Eidechse) nur Bestätigungen der im Obigen von mir in Bezug auf diejenige des Hühnchens und der Säuger gemachten Angaben finde, in keinem einzigen Schnitt habe ich in der Kapsel auch nur Spuren von Zellen oder Kernen oder sonst irgend etwas entdecken können, was für ihre Entstehung aus dem mittleren Keimblatt, ihre bindegewebige Natur spräche.“

Das sind im Wesentlichen die Ansichten über den Ursprung der Linsenkapsel. Dieser kurzen Uebersicht will ich meine eigenen Beobachtungen anfügen. Schon an einer früheren Stelle, bei Behandlung der embryonalen Entwicklungsperiode, hatte ich Gelegenheit, des Umstandes zu gedenken, dass sich zwischen der primären Augenblase und dem Ectoderm eine dünne Mesodermlamelle hinzieht, dass also bei den Amphibien die Verhältnisse sich genau so gestalten, wie sie bereits von Kölliker u. A. bei den Säugern und von Lieberkühn und Sernoff auch bei den Vögeln gefunden worden sind. Bei der behufs Linsenbildung vor sich gehenden Einsenkung der inneren Ectodermlage wird natürlich die dieser angelagerte dünne, dem mittleren Keimblatte angehörige Lamelle mit eingestülpt. Bei der Tendenz des mittleren Keimblattes, in vorhandene Lücken und Spalten seine Ausläufer zu entsenden, wächst die Zellenmasse natürlich auch in die Winkel der Umschlagsstelle des Ectoderms und der Linsenblase, so dass die Linse bei der Losschnürung von ihrem Mutterboden vollständig von einer Mesodermlage umhüllt ist. Diese ist es, welche die sogenannte structur-

lose Linsenkapsel bildet. Anfangs findet sich eine ziemliche Anzahl von bindegewebigen Elementen der Linse fest angelagert. Fig. 19 zeigt hierzu ein sehr instructives Bild, zwar nicht von *Hyla arborea*, sondern von *Bombinator igneus*, indessen bei *Hyla* finden sich vollständig gleiche Vorgänge. Ich habe nur aus dem Grunde das betreffende Präparat gezeichnet, weil es mir die Verhältnisse am charakteristischsten wiederzugeben schien. Es hängt eben sehr vom Zufall ab, ein solches Bild zu gewinnen. In der Regel findet man auf der betreffenden Altersstufe nur wenige Mesodermzellen, die sich an die Linse anschmiegen. Dies hat gewiss seinen Grund in der sich sehr rasch vollziehenden Veränderung, welche sehr bald die Bindegewebszellen verschwinden lässt oder vielmehr in die structurlose Kapsel umwandelt. Dass es sich nicht um ein Abscheidungsproduct dieser erst zahlreich, dann vereinzelt der Linse angelagerten Elemente handelt, glaube ich mit Sicherheit aus einem zerrissenen Schnitte constatiren zu können. Fig. 20 giebt eine solche Stelle wieder. Bei dem Zerreissen hat sich die Linsenkapsel vom Linsenkörper losgelöst, jene Mesodermzellen zeigen sich aber noch in ganz unmittelbarer Verbindung mit ersterer, so dass man sehr deutlich die enge Zusammengehörigkeit beider erkennen kann. Das Resultat meiner Beobachtungen geht also dahin, dass ich entgegen Kessler, Koelliker, Müller u. A. bei den Amphibien zu constatiren im Stande war, was Sernoff, Lieberkühn bei andern Vertebraten gefunden haben, dass nämlich die structurlose Linsenkapsel aus der die Linse umgebenden Mesodermlamelle entsteht.

Rana temporaria, Bombinator igneus und *Bufo vulgaris,* also alle von mir untersuchten Vertreter der Batrachier, stimmen, soweit es sich um die postembryonale Entwicklung der Linse handelt, vollständig mit einander überein.

Triton taeniatus und *Siredon pisciformis* schliessen sich ebenfalls an den geschilderten Entwicklungstypus an, nur möchte ich hierbei noch einmal auf die bereits erwähnte Thatsache hinweisen, dass der Eintritt der Geburt bei ihnen auf einer etwas späteren Entwicklungsstufe erfolgt; die Linse der jungen Larve ist bereits vollständig mit mehr oder weniger kreisförmig verlaufenden Fasern erfüllt. Ob die bei den Batrachiern oben beschriebene parallele Lagerung der zunächst sich entwickelnden Fasern hier vorkommt, kann ich nicht entscheiden, da ich frühere Entwicklungsstadien nicht untersucht habe. Nach Kessler würde bei *Triton* von Anfang an eine concentrische Schichtung vorhanden sein. Was schliesslich die Linsenkapsel anbelangt, so ent-

wickelt sich dieselbe genau so, wie oben von den Batrachiern geschildert. Ich will freilich nicht unerwähnt lassen, dass ich hier keine so instructiven Bilder erhalten habe, was ich aber nur dem Umstande zuschreibe, dass ich eine verhältnissmässig nur geringe Anzahl von Thieren geschnitten habe.

III. Capitel.

Der Glaskörper.

Die Entwicklung des Glaskörpers beginnt zwar bereits während der Embryonalzeit, der allergrösste Theil derselben vollzieht sich indess später, erst dann, wenn die Linse sich abgeschnürt hat und nicht mehr den ganzen Augenbecherraum ausfüllt.

In früherer Zeit, wo von der Einsenkung der primären Augenblase noch nichts bekannt war, erblickte man allgemein in dem Glaskörper weiter nichts als die erstarrte Flüssigkeit, die sowohl die Hirnhöhle als die Augenblase füllt. So C. E. v. Baer und seine Zeitgenossen. Erst später, freilich nicht gleich mit der Entdeckung, dass der Hohlraum des Bulbus eine vollständig neue Erscheinung sei, hervorgebracht durch die Einsenkung der distalen Augenblasenwand, gelang es, einen genügenden Aufschluss über die Bildung des Glaskörpers zu erhalten. Schoeler war der erste, der zeigte, dass auch der Glaskörper von aussen, ähnlich dem Bildungsvorgange der Linse, in die Augenblase hineinwachse, der also das Vorhandensein einer ventralen Oeffnung des Augenbechers, der fötalen Augenspalte, zu constatiren im Stande war. Diese Darstellung ist lange Zeit unangetastet geblieben. Alle Forscher, welche sich mit diesen Entwicklungsvorgängen befassten, haben sich auf Schoeler entweder einfach bezogen oder nach eigenen Untersuchungen seine Angaben als zutreffend bestätigt. Dieser ganz allgemein als richtig angenommenen Auffassung stellt Kessler eine andere entgegen. Nach dieser ist der Glaskörper weiter nichts als „ein Transsudat mit einzelnen in dasselbe gelangten Blutkörperchen“. Die Blutkörperchen können natürlich nur Gefässen entstammen, welche im Glaskörperraum oder doch in allerunmittelbarster Nähe gelegen sind. So befindet sich denn auch nach Kessler im Innern des Glaskörperraumes eine Gefässchlinge (beim Hühnchen). Leugnet man nun den bindegewebigen Charakter des Glaskörpers, oder, mit anderen Worten, lässt man denselben nicht aus eingewanderten mesodermatischen Ele-

menten seinen Ursprung nehmen, so kommt man in die Lage, annehmen zu müssen, dass jene Gefässschlinge, zunächst wenigstens, in einem leeren, höchstens mit einer Flüssigkeit gefüllten Raume liege. Ich glaube aber kaum, dass diese Annahme eine grosse Wahrscheinlichkeit für sich hat.

Ehe ich jedoch auf die Entwicklungsgeschichte des Glaskörpers, wie ich sie nach meinen Untersuchungen an Amphibienlarven zu geben habe, näher eingehe, muss ich einen Blick auf die Augenbecherbildung, d. h. die laterale und ventrale Einstülpung der primären Augenblase, werfen, weil beides im engsten Zusammenhange steht.

Wie schon erwähnt, senkt sich gleichzeitig mit dem distalen Pole der primären Augenblase auch die ventrale Fläche ein, es kommt hier zur Bildung der sogenannten fötalen Augenspalte. Soweit diese als ein selbständiges Gebilde betrachtet werden sollte, kann ich dieser Anschauung nicht beipflichten. Sie ist nämlich weiter nichts als die Fortsetzung der lateralen Einsenkung, in welcher die Linse liegt, in Folge dessen sie an der Uebergangsstelle breit ist und in ihrem Verlauf nach der Mündung des Augenblasenstieles immer schmäler wird, bis sie hier bald ganz verschwindet. Auf dem Augenblasenstiel selbst habe ich sie nie verlaufen sehen. Kessler fasst die gegenseitigen Beziehungen beider Einsenkungen in gleicher Weise auf, und da es schwer hält, diese Verhältnisse vollständig klar darzustellen und sich in dieselben hineinzudenken, giebt er ein allerdings recht instructives Experiment an, durch welches man sich die Vorgänge bequem veranschaulichen kann. Er benützt dazu einen Gummiballon, den er von vorn mit dem Finger in gehöriger Weise einstülpt. Ich möchte ebenfalls hier einen kleinen und zwar recht interessanten Versuch anführen, welcher noch den Vorzug hat, dass sich der ganze Einsenkungsprocess dabei von selbst vollzieht. Lässt man nämlich einen von einem Paraffinstück herabhängenden, geschmolzenen Tropfen rasch abkühlen, so bildet sich beim Erstarren zunächst ein kleines Grübchen, welches immer tiefer und tiefer wird und in der Regel nach einer Seite in eine keilförmige Rinne oder Spalte ausläuft. Man kann, wenn es gerade gelingt, den Tropfen in dem Momente zum Erstarren zu bringen, wo er als an seinem vorderen Ende verdickter Zapfen an dem Paraffinstück hängt, unter Umständen an diesem Gebilde den ganzen Vorgang der secundären Augenblasenbildung vor sich abspielen sehen. Natürlich muss man davon absehen, dass wir es bei der Augenblase mit einem Hohlgebilde, hier mit einer soliden Masse zu thun haben. Uebrigens ist der Unterschied sehr unbedeutend, denn die Augenblase

ist mit einer Flüssigkeit gefüllt, und der eben erstarrende Tropfen hat unter der harten Oberfläche ebenfalls zunächst noch tropfbar flüssige Substanz; in beiden Fällen liegen also im Wesentlichen dieselben Verhältnisse vor.

Wenn ich nun zunächst dieses Experiment auch nur zu dem Zwecke angeführt habe, um jene complicirte Bildung besser zu veranschaulichen, so dürfte doch, schliesslich schon aus dem Grunde, weil sich an dem geschmolzenen Paraffintropfen diese Einsenknng einfach von selbst, der Nothwendigkeit der Naturgesetze folgend, vollzieht, der Gedanke nicht allzu fern liegen, ob sich auch sonst nicht irgendwelche Analogie zwischen der Augenblaseneinsenkung und den beschriebenen Vorgängen finden liesse. Ich kann hierauf nicht näher eingehen. So viel aber steht fest — wenigstens bin ich durch meine Untersuchungen zu der Ueberzeugung gekommen —, dass eine Kraftäusserung von aussen bei der an der lateralen wie an der ventralen Fläche der primären Augenblase in medialer und dorsaler Richtung sich geltend machenden Einsenkung nicht statthat, obwohl man eine solche früher in der sich bildenden Linse und in einer ventralen Kopfplattenwucherung erblicken wollte. An meinen Präparaten zeigt sich am distalen Pole der primären Augenblase durchweg schon zu einem Zeitpunkt die Tendenz zu einer Einsenkung, wo von der Linsenanlage noch keine Rede sein kann, ja in vielen Fällen ist nicht nur eine solche Tendenz, sondern bereits eine vollständig deutliche Einsenkung zu constatiren, ehe noch die ersten Anfänge der Linsenbildung auftreten. Was dann die ventrale Einstülpung anbelangt, so, glaube ich, wird gewiss niemand, der einmal aufmerksam die lockere Structur der an jener Stelle befindlichen Mesodermmassen mit der massiven Constitution der primären Augenblase verglichen hat, die Hypothese als haltbar bezeichnen wollen, dass das vorwuchernde Mesoderm die Linsenblase einstülpe. Füglich ist auch noch als Wahrscheinlichkeitsbeweis für die Behauptung, dass eine Kraftäusserung von aussen bei der Einstülpung der primären Augenblase nicht vorhanden ist, die einfache Frage aufgeworfen worden, wie es komme, dass gerade an den betreffenden Stellen einerseits das Ectoderm, andererseits das Mesoderm Hervortreibungen, welche die Augenblase einstülpen, bildet. Hierauf lässt sich kaum eine Antwort geben, und gewiss ist dieser Umstand maassgebend bei dem Platzgreifen der anderen Auffassung gewesen, dass sowohl die Linsenbildung als die ventrale Mesodermeinwucherung weiter nichts als Folgeerscheinungen der Augenblaseneinsenkungen sind. Es existiren bereits eine Reihe von Darstellungen, welche diese Vorgänge von diesem

Gesichtspunkte aus betrachten und deshalb andere die Einsenkung bedingende Momente anführen. Ich will hier nur kurz die Resultate dreier Autoren, die von Götte, His und Kessler, berücksichtigen.

Götte lässt die primitiven Bildungsvorgänge im Wesentlichen von einer „centrifugalen Zellenschiebung", bedingt durch die fortgesetzte Theilung der Embryonalzellen, verursacht sein, und dieses Causalmoment soll auch die Umbildung der primären zur secundären Augenblase bedingen.

His betrachtet die Einstülpung der primären Augenblase als Ausdruck einer Faltung, welche in Folge der Hirnkrümmung vor sich geht.

Kessler endlich nimmt als „mechanisch wirkende Factoren" die Spannung der Augenblase durch die darin enthaltene Flüssigkeit und den auf der Aussenfläche des Hornblattes liegenden Druck an. Auf eine detaillirte Darstellung dieser Ansicht kann ich mich nicht einlassen und verweise nur auf die betreffende Literatur. Kessler unterwirft die Auffassung von Götte und His einer eingehenden Kritik und kommt dabei zu dem Resultat, dass beide nicht haltbar seien. Er stellt in Folge dessen seine eigene Hypothese auf. Ich darf jedoch nicht verschweigen, dass die Kessler'sche Anschauung erst recht wenig wahrscheinlich, ja wohl sogar unmöglich erscheint. Denn die Annahme, dass der atmosphärische Druck nur auf die Körperbedeckungen wirke, und im Innern des Embryos eine andere Spannung vorhanden sei, kann auf keinen Fall einleuchten. Die lockeren, weichen Wandungen werden ganz entschieden der Luft einen so leichten Durchgang gewähren, dass es zu irgend welcher Druckdifferenz gar nicht kommen kann. Was sollte auch werden, wenn die Spannung im Innern dem äusseren Luftdruck nicht fortwährend das Gleichgewicht hielte?! Die gesammte Masse des Embryos wird ganz gewiss durch und durch mit Luft getränkt, also jedes Theilchen desselben von allen Seiten einem gleichen Drucke unterworfen sein. Abgesehen von diesem Einwande, dürfte schliesslich auch nie, wenn Kessler Recht behalten sollte, der Fall eintreten, dass sich die Augenblase eher einsenkt als die Linsengrube. Dies ist aber zuweilen der Fall. Es wird also einer jener mechanisch wirkenden Factoren hinfällig und mit ihm wohl die ganze Hypothese. Was schliesslich mein Urtheil über die beiden ersten Auffassungen anbelangt, so muss dasselbe nach meinen Beobachtungen dahin lauten, dass ich mich voll und ganz an keine derselben anzuschliessen vermag. Freilich sehe ich mich, nach den bisherigen Un-

tersuchungen und Erfahrungen, noch nicht in die Lage versetzt, eine andere genügende Erklärung geben zu können.

Nach Abhandlung dieser Augenbecherbildung will ich noch Gelegenheit nehmen, auf einen mir bei meinen Untersuchungen begegneten interessanten Befund, eine Abnormität in der Augenbildung bei einer Larve von *Bombinator igneus*, hinzuweisen. Ich wähle deshalb diese Stelle, weil ich sicher glaube, dass die Abnormität dadurch entstanden ist, dass die Einsenkungsvorgänge nicht in normaler, sondern in anormaler Weise verlaufen sind.

Die Larve, um welche es sich handelt, steht auf einer Entwicklungsstufe, auf der das Auge bereits alle seine Haupttheile zeigt, und zwar zum Theil schon bis zu einer ziemlichen Vollkommenheit entwickelt. Die Linse ist im Wesentlichen fertig; die langgestreckten Zellen des hinteren Linsenepithelsegmentes, wenn auch noch nicht vollständig zu Fasern metamorphosirt, erfüllen das Lumen der von Kapsel und Epithel gebildeten Linsenblase. Die Retina zeigt bereits Differenzirung in einzelne Schichten, und die eigentlichen lichtpercipirenden Elemente, die Stäbchen und Zapfen, sind in Bildung begriffen. Die proximale Lamellle der secundären Augenblase repräsentirt sich deutlich als Pigmentum nigrum, und die Sclera sammt ihrem vorderen Theile, der Cornea, haben sich als selbständige Gebilde von den übrigen Mesodermmassen losgelöst.

Während nun das Auge der linken Seite die normale Lage hat, ist das der rechten Seite in der Weise verbildet, dass der vordere Rand der secundären Augenblase, zwischen welchem die Linse gelegen ist, nicht seitwärts nach aussen schaut, sondern ventralwärts. Das Auge erscheint gleichsam um einen Winkel von 90° gedreht, so dass der dorsale Theil des Augenbechers lateralwärts, der ventrale medianwärts und zwar in der Hirnhöhle liegt.

Diese Abnormität scheint dadurch entstanden zu sein, dass sich an der betreffenden Seite nicht das vordere Augenblasensegment eingestülpt, sondern die Einsenkung an einem Punkte der Ventralfläche der Augenanlage stattgefunden hat. Da so aber der nach innen sich einsenkenden und stark wuchernden Lamelle sehr bald durch die dorsale Wand der primären Augenblase und des Augenblasenstiels, soweit derselbe vorhanden, ein grosser Widerstand entgegengesetzt worden ist, hat sie sich nach dem Hohlraum des Hirnes gedrängt. Mit anderen Worten, die eingestülpte Wand, aus der später die Retina hervorgeht, hat sich, da das eigentliche Augenblasenlumen für die gehörige Grössenentwicklung zu klein war, durch die Mündung desselben in

den Hirnhohlraum in letzteren hineingedrängt und nun daselbst soweit als möglich in normaler Weise entwickelt. Der abnormen Lage des Augenbechers entsprechend ist die Linse an einer anderen, und zwar einer etwas weiter nach der Bauchfläche zu gelegenen Stelle entstanden.

Diese Abnormität hat auch Einfluss auf die Bildung der äusseren Körperbedeckungen und die Skeletanlage in der Nähe des Auges ausgeübt.

Es wäre vielleicht zu erwarten gewesen, dass das abnorme Auge in seiner Entwicklung hinter dem normalen der anderen Seite zurückgeblieben wäre, dem ist aber nicht so. Der im Innern des Hirns liegende eigentliche Retinaltheil der distalen Lamelle der secundären Augenblase zeigt bereits die normal angelegten Stäbchen und Zapfen. Im Glaskörperraum finden sich neben bindegewebigen Elementen Blutgefässe. Das Pigmentum nigrum ist vorhanden, wenn es natürlich auch dadurch, dass nur ein Theil der proximalen Augenblasenlamelle besteht, auf diesen beschränkt ist. Die Linse ist bis auf eine kleine Abnormität an dem vorderen Pole des Epithels, die sich als stark gequollenes Bläschen darstellt, gleich entwickelt wie die des anderen Auges. In welchem Sinne diese letztere Erscheinung zu deuten ist, lässt sich schwer entscheiden. Gewiss handelt es sich um eine Zelle, die ausser einer Pigmentanhäufung noch scheinbar in Auflösung begriffene Kernstücke enthält. Vielleicht soll ein überschüssiges Element, das, bei der veränderten Lage der Bildungsstätte der Linse an dem vorderen Pole, abnormer Weise mit in den Verband des Linsenepithels einverleibt worden war, eliminirt werden. Zur Veranschaulichung dieser Missbildung gebe ich drei Abbildungen. Fig. 41 stellt einen ganzen Frontalschnitt durch die Augengegend der Larve dar und soll die Gesammtverhältnisse illustriren, Fig. 43 zeigt das abnorme Auge vergrössert, und Fig. 42 den vorderen Linsenpol mit der Anschwellung im Epithel.

Nach dieser Abschweifung komme ich zu der speciellen Darstellung der Glaskörperbildung der Batrachier. Ungefähr gleichzeitig mit der Linsenbildung wandern durch die eben entstandene fötale Augenspalte, oder vielmehr nur in dieselbe, Mesodermzellen der anliegenden Kopfplatten. Die Verhältnisse gestalten sich zu dieser Zeit in folgender Weise. An der Stelle des späteren Glaskörpers finden wir jetzt, da die Linse fast noch vollständig den Hohlraum des Augenbechers ausfüllt, im Wesentlichen nur von der Linse eingestülpte Mesodermzellen, welche zum Theil, wie bereits mitgetheilt, die structurlose Linsenkapsel bilden und in der ganzen Circumferenz der Linse in das

ausserhalb des Augenbechers gelegene Mesoderm übergehen. An der ventralen Seite der Linse, in dem breitesten Theil der fötalen Augenspalte dagegen liegt eine grössere Anzahl eingewanderter Kopfplattenzellen, die natürlich sowohl mit dem innerhalb als mit dem ausserhalb des Augenbechers gelegenen Mesoderm direct zusammenhängen. Im weiteren Verlauf der Entwicklung, ungefähr zur Zeit der Geburt, kommt es dann zur Bildung des Glaskörperraumes, indem die Wandung des Augenbechers eine verhältnissmässig grössere Wachsthumsintensität entwickelt als die an dem vorderen Augenbecherrande fixirte Linse. Unmittelbar mit dem Auftreten dieses Hohlraumes geht aber auch eine Umwandlung der daselbst befindlichen Mesodermzellen vor sich. Man unterscheidet ganz deutlich zwei Arten dieser Zellen, solche mit Ausläufern und andere protoplasmareichere, unregelmässig gestaltete, die häufig den Anschein gewähren, als ob sie in Auflösung begriffen wären. Ein Theil scheint zur Bildung des Glaskörpers verwandt zu werden, der andere zur Bildung von Gefässen. Ich drücke mich absichtlich hierbei sehr vorsichtig aus, weil dieser Vorgang an mikroskopischen Präparaten nicht direct zu constatiren ist. Es zeigt sich vielmehr nur, dass an Stelle der erst zahlreichen mesodermatischen Elemente auf einmal nur noch wenige und Blutkörperchen enthaltende Gefässe auftreten, welche sowohl durch die fötale Augenspalte als auch zwischen Linse und Augenbecherrand in das Innere des Auges gelangen (Figg. 23, 24). Die Gefässe liegen, wie sich bereits auf diesem jungen Stadium erkennen lässt, in einer dem Mesoderm entstammenden Membran, die in den Präparaten mehr oder weniger gefaltet im Glaskörperraum liegt, im frischen Zustande aber den Glaskörper gegen die distale Augenblasenwand hin begrenzt. Die zunächst noch vorhandenen Mesodermzellen verschwinden später, wenigstens habe ich bei älteren Larven mit absoluter Sicherheit keine mehr nachweisen können, so dass wir es dann mit einem vollständig zellenlosen Gebilde zu thun haben. Kessler hat sich durch diesen Umstand veranlasst gesehen, den Glaskörper als ein Transsudat zu bezeichnen. Bedenkt man aber, dass sich zunächst an Stelle des Glaskörpers eine Mesodermlage befindet, und dass auch anderweitig durch eine eingehende Metamorphose der ursprünglich zellige Charakter verloren geht, wie wir es z. B. beim Kern der Linse gesehen haben, und zieht man dann noch den Umstand in Rechnung, „dass es ja gerade eine Eigenthümlichkeit der embryonalen Bindesubstanz ist, in hohem Grade Intercellularsubstanz zu entwickeln“, so wird man vollständig mit Kölliker u. A. übereinstimmen können, wenn sie den Glaskörper auch

bei späterem Mangel an zelligen Elementen zu den echten Bindesubstanzen rechnen.

Schliesslich muss ich noch der den Glaskörper begrenzenden Haut, der Membrana limitans interna s. hyaloidea, gedenken. Schon an ziemlich jungen Exemplaren, bei denen es noch nicht einmal zur Bildung des Glaskörperraumes gekommen ist und sich nur durch Schrumpfung ein Spaltraum gebildet hat, kann man ganz deutlich die ersten Spuren dieser Haut auffinden. Und gerade sind es auch Schnitte solcher jungen Larven, welche uns ihren genetischen Ursprung mit unzweifelhafter Gewissheit darthun. Es handelt sich bei der Bildung dieser Begrenzungsmembran des Glaskörpers um dieselben Vorgänge wie bei der Bildung der structurlosen Linsenkapsel. Die mit der Linse eingestülpten Mesodermzellen geben auch hier die Matrix ab. An älteren Stadien diesen Ursprung nachzuweisen, ist man freilich nicht im Stande. Am deutlichsten sieht man in Präparaten die Membran an der Stelle, wo sie von dem Augenbecherrande auf die hintere Fläche der Linse umbiegt (Fig. 28) und sogar stellenweise mit der Linsenkapsel verschmolzen ist (Zonula Zinnii). Dieser letztere Umstand wird durchaus nicht befremden, wenn man bedenkt, dass beide Gebilde gleiche Entstehung haben und die Linse im Wesentlichen durch diese Haut an ihrer Bestimmungsstelle fixirt ist.

Die Entstehung der Membrana limitans interna verlangt aber doch ganz entschieden, sie als integrirenden Bestandtheil des Glaskörpers aufzufassen, und es ist deshalb der Name, der auf eine Zusammengehörigkeit mit der Retina hinweist, nicht gerade ein glücklicher zu nennen. Besser ist unter Berücksichtigung der Verhältnisse bei den Batrachiern die Bezeichnung Membrana hyaloidea, denn sie wird hier von der Arteria und Vena hyaloidea vascularisirt.

Während ich, was die Linsenentwicklung anlangt, bei sämmtlichen untersuchten Vertretern der Amphibien im Wesentlichen dasselbe Resultat zu constatiren hatte, verhält es sich bei der Glaskörperbildung anders. Die Caudaten schliessen sich keineswegs so eng an die für die Batrachier giltigen Verhältnisse an. Jene allgemeinen, wohl allen Vertebraten zukommenden Erscheinungen, wie sie bei der Umbildung der primären Augenblase in die secundäre zu beobachten sind, haben natürlich auch bei ihnen statt. Während aber bei den Batrachiern die fötale Augenspalte insofern noch als etwas Nothwendiges erscheint, als in ihrem vorderen breiten Theile die Bildung von Glaskörper und Gefässen zum Theil mit vor sich geht, müssen wir bei den Caudaten dieselbe rein als nothwendige Folge der lateralen Einsenkung ansehen,

die im Uebrigen aber vollständig zwecklos ist; denn weder Zellen der Kopfplatten noch Gefässe habe ich auf den verschiedensten Altersstufen in derselben gefunden. Nur die bei der Linseneinsenkung eingestülpten wenigen mesodermatischen Elemente geben hier die Anlage des Glaskörpers ab. Für dieses Verhalten wird man vielleicht eine einigermaassen befriedigende Erklärung in dem Umstande finden können, dass zunächst sehr lange Zeit hindurch während der postembryonalen Entwicklungsperiode die Linse die distale Fläche der Retina fast berührt, der Glaskörperraum in der Jugend also als ein ringförmiger, auf dem Querschnitt dreieckiger Canal sich präsentirt und die Capacität desselben in Folge dessen, im Vergleich zu derjenigen der Batrachier, bedeutend geringer ist.

Jene vascularisirte Membran, die wir bei den Batrachiern an der hinteren Fläche des Glaskörpers gefunden haben, fehlt bei *Triton* und *Siredon.* Wir haben es hier nur mit einer structurlosen Haut zu thun, die wie jene vom Bulbusrand zur hinteren Linsenfläche übergeht. Aber nicht nur eine Gefässhaut fehlt, es gelangen bei den Caudaten überhaupt keine Gefässe während der Entwicklung in den Glaskörperraum.

IV. Capitel.

Die Faserhaut.

Diese Haut entstammt, wie die im nächsten Capitel zu behandelnde Gefässhaut, den das Auge umgebenden Mesodermmassen, so dass beide in ihrer ersten Anlage vollständig zusammenfallen. Wenn man vielleicht auch bereits am Schlusse der embryonalen Entwicklung im Stande ist, die ersten Anfänge der Differenzirung wahrzunehmen, indem sich nämlich um diese Zeit die dem Auge am nächsten liegenden Mesodermzellen als ein geschlossenes Zellenstratum demselben anschmiegen, so fällt doch die eigentliche Bildung in ein späteres Stadium. Unsere Darstellung gliedert sich entsprechend den beiden Theilen der Faserhaut — der Cornea und Sclera — in zwei Abschnitte. Was die Entwicklung der Sclera betrifft, so ist diese von jeher als ein einfacher Differenzirungsprocess, ohne jede weitere Complication, betrachtet worden, während bei der Cornea in der Regel etwas verwickeltere Bildungsvorgänge angenommen wurden, freilich,

wie ich gleich an dieser Stelle voranschicken will, nach meinen Untersuchungen ohne allen Grund.

In geschichtlicher Beziehung dürfte erwähnenswerth sein, dass Notizen aus früherer Zeit sehr spärlich sind, und dass auch in der neueren Literatur nicht gerade sehr zahlreiche diesbezügliche Angaben zu finden sind. Dabei gehen die einzelnen Darstellungen bedenklich auseinander, und vor allem ist es Kessler, welcher eine vollständig abweichende Auffassung von den Entwicklungsvorgängen bei der Bildung der Cornea vertritt.

Während Remak in der Cornea eine spätere Bildung erkennt, die durch Verschmelzung des vorderen Endes der Sclera mit dem oberen Blatt (epithelium) entsteht, und Babuchin sie als eine mit wenigen Kernen versehene Membran, die die Pupillaröffnung überzieht, betrachtet, fand Hensen in dieser Beziehung Anderes. Kessler hat den hierauf sich beziehenden Artikel abgedruckt, da seine Anschauung am meisten mit dem dort charakterisirten Verhalten übereinstimmt. Es heisst daselbst: „Gleich nach der Linseneinstülpung ist die Cornea äusserst dünn, nur eine Basalmembran des Epithels, während die Sclera als Fortsetzung der Muskelsehnen sich bereits dunkler abgrenzt. Es liegt nun, solange die Linse noch hohl ist, zwischen Linse und Cornea nach vorn von der Membrana pupillaris ein Gallertgewebe, genau von derselben Structur wie das des Glaskörpers in diesem Stadium, während zu keiner Zeit etwas Aehnliches an Sclera oder Chorioidea sich findet. Dies Gewebe geht dann sehr bald in der Bildung der Cornea auf, welche vom Rande her sich verdickt.“ Dieser Angabe zollte Kessler die grösste Anerkennung. Es folgen dann seine eigenen Beobachtungen. Die früheste Anlage der Cornea sieht Kessler in einer dünnen Lamelle structurloser Substanz, welche, dem Epithel angelagert, dieses von der Linse trennt. Er nennt diese Schicht, die Basalmembran Hensen's, Cornea propria und betrachtet sie als ein Abscheidungsproduct des Ectoderms. „Hat die structurlose Schicht die Dicke des Hornblattes erreicht, so beginnt die Bildung des innern Epithels der Cornea in folgender Weise: die Kopfplatten drängen sich zwischen dem peripherischen Theil der Anlage der Cornea propria und der äussern Lamelle der secundären Augenblase hindurch bis an die vordere Augenkammer. Von hier aus kriecht dann eine von vornherein einschichtige Zellenlage an der Innenfläche der Anlage der Cornea propria, concentrisch vorrückend, gegen den Mittelpunkt dieser Fläche hin, bis die Zellen von allen Seiten her in demselben zusammentreffen und damit das innere Epithel der Cornea fertig hergestellt ist. Die einzige

unbedeutende Veränderung, die an demselben weiterhin noch stattfindet, besteht darin, dass seine Zellen näher an einander rücken und sich noch etwas mehr abplatten. Nach dieser Bildung beginnt eine Einwanderung von Zellen in die structurlose Schicht, deren Dickendurchmesser unterdess bedeutend zugenommen hat.“ Diese zunächst für das Hühnchen geltende Darstellung dehnt KESSLER auf den von ihm untersuchten Vertreter der Amphibien, den *Triton*, aus. Die an diese Gesammtdarstellung KESSLER’S von KOELLIKER geknüpfte Bemerkung, dass eine vom Ectoderm ausgeschiedene Zellenlage, in welche das Mesoderm einwachse, für höhere Geschöpfe ein Unicum wäre, veranlasste mich, recht genaue Umschau in dieser Beziehung zu halten. Ich suchte also jene structurlose Basalmembran, die Cornea propria, aufzufinden. Das eifrigste Suchen ist aber resultatlos geblieben, da ich kaum anzunehmen wage, dass KESSLER die um die betreffende Zeit allenthalben unter dem Ectoderm auftretende, dem Mesoderm entstammende Cutisanlage als jene structurlose Haut angesehen hat. Ich habe nur diese gefunden, und sie geht auch, wie wir gleich sehen werden, in die Corneabildung mit ein.

Meine Untersuchungen haben mir folgendes, verhältnissmässig einfache und für alle von mir untersuchten Vertreter der Amphibien im Wesentlichen gleiche Verhalten in Bezug auf die Entwicklung der Cornea gezeigt. Wie bereits an einer früheren Stelle erwähnt, zeigen die Kopfplatten immer das Bestreben, überall, wo Spalten und leere Stellen sich bilden, einzuwuchern. In dem Augenblick, wo die Linse sich vom Ectoderm abschnürt, muss natürlich an der Ablösungsstelle die eben als geschlossene Blase sich präsentirende Linse direct an das Ectoderm grenzen, allein doch nur für diesen Augenblick. Ich habe kein Präparat erhalten, wo sich nicht bereits wieder der freie Kopfplattenrand vor der Linse zu einer Continuität vereinigt hätte. Die direct an der Linse liegenden Mesodermausläufer geben bekanntlich die Linsenkapsel, die dem Ectoderm zugewandte geschlossene Zellenlage aber liefert die erste Corneaanlage. Hierbei verhalten sich Batrachier und Caudaten vollständig gleich. In der Weiterentwicklung tritt bei beiden Familien ein Unterschied auf, der allerdings nur sehr unwesentlicher Natur ist. Während bei *Triton* und *Siredon* die erste Corneaanlage ziemlich lange Zeit einschichtig bleibt und im Laufe der Entwicklung immer mehr an die Epidermis herantritt, um hier mit der noch sehr dünnen Cutislamelle zu verschmelzen, bilden sich bei den Batrachiern zunächst mehrere, wenigstens aber zwei Schichten, von denen die äussere sich ganz analog der der Caudaten verhält, nur

dass es sich dabei vielleicht nicht um die Verbindung mit einer bereits existirenden Cutislamelle handelt, sondern um die Bildung derselben. Jene äussere, an der Linse sich hinziehende Zellenlage legt sich an das Ectoderm und geht nach den Seiten hin nicht in das dem Bulbus sich anschmiegende Zellenstratum über, sondern in die ausserhalb desselben gelegenen Mesodermmassen. Ich glaube nicht, dass wir es hier mit einem principiellem Unterschiede zu thun haben, wenn derselbe auch auf späteren Entwicklungsstufen sich dadurch zuweilen geltend macht, dass bei der Conservirung die innere Cornea von der äusseren, d. h. der Cutislamelle, sich loslöst, ein Umstand, den ich bei *Triton* nicht gefunden habe. Wenn bei letzterem eine Trennung der Cornea von der Epidermis stattfand, so hat sich stets die Mesodermlage als Ganzes vom Epithel entfernt.

Die Cornea ist also Anfangs eine aus ganz gewöhnlichen Mesodermzellen bestehende Haut, die mit dem Ectoderm in Verbindung tritt und nach hinten in das sich immer mehr aus den Kopfplatten differenzirende, den Bulbus begrenzende Zellenstratum übergeht. Was die Weiterbildung anbelangt, so beruht diese darauf, dass die Zellen, die bereits an Ort und Stelle bestehen, sich stark verlängern, mit anderen Worten zu Fasern auswachsen, und dass von der Seite concentrisch neue Fasern zum Theil zwischen die bereits vorhandenen einwachsen oder sich an dieselben anlegen. Am deutlichsten lässt sich natürlich dieser Vorgang an der Peripherie, d. h. der Uebergangsstelle in die Sclera, beobachten (Fig. 26). Ich habe an meinen Präparaten Zellen gefunden, welche noch vollständig den Charakter einer Zelle, also Kern und Plasma, zeigen, aber bereits über den vierten Theil der Cornea sich hinwegziehen. Später scheint das Plasma der einen Zellen mit dem der benachbarten zu verschmelzen, und nur die Kerne markiren sich auf Schnitten als starke dunklere Linien. Der ganze Bau erscheint lamellös. Ausser dem enormen Längswachsthume tritt auch eine vergrösserte Flächenentwicklung ein, die Zellen platten sich ab. Ob wir es dann noch mit einer Zwischensubstanz zwischen den einzelnen Lamellen zu thun haben, wie meist angenommen wird und wie bei der Eigenschaft des Bindegewebes, solche in grösserer Menge zu entwickeln, wohl auch wahrscheinlich ist, habe ich nicht mit Sicherheit constatiren können. An der Uebergangsstelle von Sclera in Cornea, wo der Process des Auswachsens der Zellen zu Fasern so schön und deutlich zu erkennen ist, habe ich davon absolut nichts entdecken können. Es finden sich hier allem Anscheine nach nur die mehr oder weniger fest an einander gelagerten verlängerten Bindegewebszellen.

Ich erwähnte oben, dass sich bei der Entwicklung der Corneallamellen auch Zellen an die innere Fläche anlegten. In der That finden wir hier in der Regel weniger langgestreckte Zellen, diese aber als Corneaendothel oder inneres Corneaepithel zu deuten, habe ich keinen Grund finden können. Etwas anderes ist es auf der Aussenfläche, wo ein starkes, schönes Epithel, die einfache Fortsetzung desjenigen der gewöhnlichen Haut, über die Cornea hinzieht.

Was die Lamina elastica posterior und anterior anbelangt, die an Schnitten als zwei die Corneallamellen begrenzende helle Säume sich darstellen, so habe ich denselben keine grössere Aufmerksamkeit zugewendet. Wenn sie wirklich als specifische Laminae vorhanden sein sollten, so könnte uns das durchaus nicht Wunder nehmen, da wir bereits anderweitig ebenfalls structurlose Begrenzungsmembranen als Mesodermderivate kennen gelernt haben.

Die Cornea nimmt das vordere Segment der Augenkugel ein und umfasst höchstens ein Drittel der Oberfläche derselben. Nach dem Aequator zu geht sie unmittelbar in die Sclera, die äussere Begrenzungshaut des Bulbus, über. Die Sclera ist der sich am spätesten entwickelnde Theil des Auges, wenigstens in seiner typischen Beschaffenheit. Wie sich dieser Theil der Faserhaut in seiner ersten Anlage verhält, habe ich bereits hervorgehoben. In Bezug auf die Weiterentwicklung spricht sich KOELLIKER dahin aus, „dass, wie AMMON zuerst angegeben hat, ihr Dickenwachsthum durch äussere Auflagerung zu Stande kommt". Ich glaube nicht, dass sich die Amphibien anders verhalten als die höheren Vertebraten, von denen zunächst die citirte Angabe gilt, und so kann ich mich mit dieser Darstellung, wenigstens dem Wortlaute nach, nicht einverstanden erklären. Die Sclera gewinnt hauptsächlich dadurch an Umfang, dass an die bestehende Anlage der bindegewebige Theil der Muskeln, die Sehnen, herantreten und, mit ihr verbunden, in gleicher Weise zu Fasern und Lamellen sich gestalten, wie wir es bei der Cornea gesehen haben. Indem die Muskelsehnen von aussen an den Bulbus herantreten, könnte man in gewissem Sinne von einer Auflagerung sprechen. Bedenkt man aber, dass auch später noch im Innern Fibrillenbildung statthat, so erscheint obige Fassung der Darstellung nicht genügend charakteristisch. Die fertige Sclera kann man im Wesentlichen geradezu als die verlängerten Augenmuskelsehnen auffassen (cf. den citirten Passus von HENSEN). Wie nun auch anderweitig Sehnen oder Theile derselben durch Hartgebilde, Knochen resp. Knorpel ersetzt werden, so dass wir an der Stelle, wo in der einen Thierklasse Sehnen angetroffen werden, bei einer anderen

Knochen antreffen, ist auch bei den Amphibien, und zwar der Sclera von *Triton,* ein gleiches Beispiel zu finden. *Triton* hat in der Aequatorgegend, etwas mehr dem distalen Pole des Bulbus zu, einen Knorpelring in die sehnige Sclera eingebettet. Man kann denselben auf den ersten Blick an guten, instructiv gefärbten Präparaten erkennen. Ich habe ihn aus Schnitten, die mit Hämatoxylin und Pikrokarmin tingirt waren, sehr deutlich erhalten. Um die violette Knorpelmasse legt sich das dunkelkarmin gefärbte Perichondrium, welches unmittelbar in die übrigen Bindegewebsfasern übergeht. Die äusseren Enden kann man dann häufig bis dahin verfolgen, wo sie zwischen den gelbgefärbten Muskelbündeln, als Muskelscheiden, verlaufen (Fig. 27).

Der Unterschied, welcher zwischen Cornea und Sclera darin besteht, dass erstere im Gegensatz zur letzteren vollständig durchsichtig ist, macht sich auf Schnittpräparaten in der Weise kenntlich, dass der Process der Faser- oder, wenn man will, Lamellenbildung bei der Cornea als weiter fortgeschritten erscheint. Während in der Sclera noch sehr viel verhältnissmässig wenig gestreckte Zellen anzutreffen sind, hat die Cornea deren bedeutend weniger aufzuweisen. Dieser Unterschied macht sich zwischen der Mitte der Cornea und der Uebergangsstelle in die Sclera sehr bemerkbar (Figg. 25, 26.) Ferner verlaufen die Fasern der Cornea schön gestreckt, die der Sclera mehr oder weniger wellig. Indess ein wesentlicher Unterschied besteht zwischen den beiden Theilen der Faserhaut nicht, beide sind auf gleiche Weise entstanden. Ein und dasselbe Blatt, das Mesoderm, aber auch nur das Mesoderm bildet sie.

V. Capitel.
Die Gefässhaut.

Bereits am Anfang des vorigen Capitels habe ich Veranlassung gehabt, auf den Ursprung, den dieser Theil des Auges nimmt, hinzuweisen. Man kann die Gefässhaut geradezu als ein Differenzirungsproduct der primären Faserhaut ansehen. Auch sie zerfällt in zwei Theile, in eine hintere Partie, die eigentliche Chorioidea, und eine vordere. Die letztere besteht wieder aus zwei, allerdings sehr eng zusammengehörenden Theilen, aus Iris und Ciliarkörper. Vielleicht lässt sich darüber streiten, ob Iris und Ciliarkörper als Theile der

Gefässhaut aufzufassen sind, da auch die Wandungen der secundären Augenblase ganz wesentlich mit an ihrem Aufbau betheiligt sind. Da es aber sehr allgemein üblich ist, Iris und Ciliarkörper mit der Chorioidea abzuhandeln, und der grosse Gefässreichthum auch auf einen innigen Zusammenhang hinweist, habe ich keine Veranlassung gefunden, eine andere Anordnung zu treffen.

Die Chorioidea im engeren Sinne, also den den Augenbecher, bis auf das vordere, kleinere Segment, umhüllenden Theil, habe ich keiner genaueren Untersuchung unterworfen, einestheils weil es weit über die Grenzen dieser Arbeit hinausgegangen wäre, wenn ich das specifische Characteristicum der Chorioidea, die Gefässe, einer eingehenden Betrachtung hätte unterwerfen wollen, anderentheils weil, wie auch eine Notiz Koelliker's darthut, „von dem hinteren Theile der Aderhaut überhaupt nicht viel zu sagen ist, höchstens dass sie sich sehr langsam entwickelt".

Ganz anders verhält es sich mit Iris und Ciliarkörper.

Lange Zeit hindurch, nicht nur während der embryonalen Entwicklung, sondern noch geraume Zeit nach der Geburt liegt bei den Amphibien die Linse zwischen dem freien ringförmigen Rande des Augenbechers. Derselbe ist Anfangs ziemlich stark abgerundet. Indem sich dann auf einem späteren Entwicklungsstadium allmählich das Bestreben geltend macht, sich zuzuspitzen, ist der Anfang zur Bildung der Iris gegeben. Wenn es schliesslich so weit gekommen ist, dass wir es mit einem Gebilde zu thun haben, welches sich deutlich als etwas Selbständiges abgrenzt, kann man wahrnehmen, wie sich dasselbe etwas nach aussen krümmt, um bei seiner Weiterentwicklung zum Theil vor die Linse zu wachsen. Dieses Sichzuspitzen des freien Augenbecherrandes beschränkt sich nicht, wie schon zur Genüge bekannt, auf die äussere pigmentirte Lamelle, sondern erstreckt sich auch auf die innere, die eigentliche Retinawand. Wie schon hieraus hervorgeht, entstammt das Irispigment derselben Zellenlage, welcher die Retina dasselbe verdankt. Es bleibt hierbei nur auffällig, dass, nachdem die erste Irisanlage vorhanden ist, das bis dahin nur der äusseren Seite angehörige Pigment an dem freien Rande auch auf die hintere Seite sich fortsetzt.

Dem sich vor die Linse drängenden Pupillarrande des Augenbechers schliessen sich aber auch die an der Aussenseite desselben gelegenen Mesodermzellen an. Es gestalten sich jetzt die Verhältnisse in der Weise, dass die Kopfplatten einmal eine Zellenschicht nach aussen an die Oberhaut entsenden, und dass eine andere, allerdings

bedeutend schwächere an der vorderen Fläche der Iris hin verläuft (Fig. 28, 29). Die eigentliche Kopfplattenmasse betheiligt sich aber nicht an diesem Vorwachsen, sie bleibt an der Uebergangsstelle der Cornea in die Sclera oder der Iris in die Chorioidea zurück. In gleicher Weise hat KESSLER seine Beobachtungen gedeutet. KOELLIKER hingegen fasst, wenn ich, was ich allerdings sicher annehme, ihn recht verstanden habe, diese Vorgänge in anderer Weise auf. Während nach der KESSLER'schen Darstellung, der ich mich nach meinen Befunden voll und ganz anschliesse, der Augenbecherrand die primäre Irisanlage abgiebt, und derselben mit dem weiteren concentrischen Vorwachsen das Mesoderm als dünner Zellenbelag folgt, gestalten sich nach KOELLIKER die Dinge gerade umgekehrt. Nach diesem Autor entsteht also die Iris als ein dem Mesoderm zugehöriger Ringwulst. „Im weitern Verlauf wächst nun diese Irisanlage nach vorn und nimmt bald die Form einer Platte an, und zugleich folgt ihr auch der Rand der secundären Augenblase mit seinen beiden Schichten, welche gleichzeitig sich verdünnen und wie einen doppelschichtigen Zellenbelag der Iris darstellen." Wenn sich nun diese Darstellung auch nicht auf das Auge der Amphibien bezieht, so muss ich dieselbe doch, da ich glaube, dass bei höher und nieder organisirten Vertebraten wohl kaum ein so ganz entgegengesetztes Verhalten vorkommen dürfte, als nicht ganz zutreffend bezeichnen.

In jenem Winkel, den das von den Kopfplatten entsendete Corneal- und Irisstratum bildet, findet man schon an Präparaten von jungen Larven eine Anzahl zerstreut liegender Zellen, die zumeist mit ihren Ausläufern ein feines, unregelmässiges Netzwerk bilden, das später aber an einigen Stellen genau einem gleichen Faserbildungsprocess unterworfen wird, wie wir ihn bei Cornea und Sclera gefunden haben. Es ist dies das sogenannte Ligamentum pectinatum s. ciliare. An diesen eben erwähnten stärker entwickelten Stellen — es sind dies immer solche, wo an der hinteren Irisseite eine starke Ciliarhervortreibung sich befindet — gewinnt es auf Frontalschnitten den Anschein, als wenn sich von der Cornea ein dieser angehöriger Faserstrang nach der Iris, respective dem Ciliarkörper hinzöge. Anfangs glaubte ich es hier mit einem Muskel zu thun zu haben, der zwar nicht in derselben Richtung wie der bei anderen Thieren in jener Gegend gelegene Ciliarmuskel verläuft, wohl aber demselben entspräche. Zu dieser Annahme, dass das betreffende Gebilde ein Muskel sei, wurde ich hauptsächlich durch den Umstand gebracht, dass nicht in der ganzen Circumferenz das Gewebestratum in jener charakteristischen Weise

entwickelt war. Erst nach vorsichtiger Pikrokarminfärbung, welche auch die schwächsten Muskelbündel ganz typisch gefärbt zeigt, konnte ich mit voller Sicherheit constatiren, dass wir es hier mit keinem zu Muskelgewebe metamorphosirten Mesodermderivate zu thun haben, sondern mit einem rein bindegewebigen Gebilde. Es handelt sich eben einfach um stark entwickelte Stränge des Ligamentum ciliare (Fig. 29).

Ich muss nun im Laufe der Darstellung der Entwicklungsgeschichte der Gefässhaut auf ein Gebilde zu sprechen kommen, welches ich bei meinen Untersuchungen lange Zeit überhaupt vermisst habe. Es ist dies der Ciliarkörper. Da ich einmal bei der grossen Anzahl von Schnitten, die ich angefertigt habe — es sind dies, wie ich beiläufig erwähnen will, weit über 10000 — annehmen musste, dass doch wenigstens auf einem ein instructives Bild des betreffenden Organs, wenn es überhaupt existirt, aufzufinden gewesen sein müsste, und da ich dann ferner bei der Durchmusterung der Literatur bei Kessler die Angabe fand, dass bei dem von ihm untersuchten Vertreter der Amphibien, dem *Triton,* ein Ciliarkörper nicht vorhanden sei, „dass vielmehr die betreffende Anlage an ihrem Basaltheile keine weitere Differenzirung eingehe, und sie somit als einziges Gebilde, das seiner Function nach als Iris aufzufassen sei, der Iris plus Pars ciliaris des Vogels entspreche", hatte ich bereits mein Urtheil dahin gebildet, dass die Amphibien überhaupt des betreffenden Theiles des Sehwerkzeuges entbehrten. Ich will hier allerdings nicht unerwähnt lassen, dass meine Präparate sich zum grössten Theile nur auf verhältnissmässig junge Thiere erstreckten, und zwar aus dem Grunde, weil ich aus verschiedenen Gründen zur Untersuchung der entwicklungsgeschichtlichen Vorgänge ein umfangreiches Hinzuziehen der ausgebildeten Thiere für nicht nöthig hielt, da bereits auf jener Entwicklungsstufe das Auge die definitive Gestalt erreicht zu haben schien. Wie ich nach Abschluss meiner Untersuchungen hinzufügen kann, ist auch an jenen verhältnissmässig jungen Thieren der Bulbus in seiner Entwicklung so weit fortgeschritten, dass er sich nicht mehr oder doch nur unwesentlich, so z. B. in der Grösse, von dem des vollständig ausgebildeten Thieres unterscheidet. Da ich dann aber in einer Arbeit von Hans Virchow über die Blutgefässe des Froschauges die Angabe über das Vorhandensein eines Corpus ciliare fand, untersuchte ich schiesslich noch eine Anzahl Augen von ausgebildeten Thieren, an welchen ich dann allerdings ebenfalls einen Ciliarkörper gefunden habe. Hieraus ergab sich natürlich die Nothwendigkeit einer erneuten Durchmusterung der Schnittserien der jüngeren Larven, wobei ich

allerdings an einigen Präparaten von schon in der Entwicklung ziemlich vorgeschrittenen Froschlarven ein vielleicht als Ciliarkörperanlage zu deutendes Gebilde gesehen zu haben glaube, aber auch nur an einigen wenigen Präparaten. In Folge dessen kann ich, was die Entwicklungsgeschichte anbelangt, über diesen Theil des Auges sehr wenig sagen. So viel mag hier hervorgehoben werden, dass die Anlage aller Wahrscheinlichkeit nach sehr spät erfolgt, in manchen Fällen vielleicht sogar erst um die Zeit, wo das Larvenleben abschliesst.

Aus der nun hier folgenden Beschreibung der gröberen anatomischen Verhältnisse, wie sie uns das ausgebildete Organ zeigt, geht hervor, dass sich auf Querschnitten nicht auf jedem ein typisches Bild desselben zu zeigen braucht. Figg. 29 u. 30 zeigen den Ciliarkörper von *Rana esculenta*. Erstere giebt das Bild, wie es sich auf einem Frontalschnitt repräsentirt, letztere auf einem Schnitt, der parallel der Tangentialebene an den vorderen Linsenpol geführt ist. Betrachten wir zunächst den Frontalschnitt etwas genauer. Es ist ganz augenscheinlich, dass wir an der Basis der Iris, dort, wo sie einerseits in die Retina, andrerseits in die Chorioidea übergeht, mit einer Faltenbildung, und zwar in diesem Falle sogar mit einer doppelten, zu thun haben, in welche beide Blätter der secundären Augenblase und die derselben angelagerte Chorioidea eingehen. Also gleich der Iris betheiligen sich bei der Bildung des Ciliarkörpers zwei Keimblätter, das Ectoderm und das Mesoderm, und zwar ist nach meiner Ansicht auch hier ersteres, also der Retinealtheil des Bulbus, das primum movens bei der Bildung. Was die genauere histologische Beschaffenheit anbelangt, so bin ich nicht im Stande mit voller Sicherheit Genaueres anzugeben, da der ungeheuere Pigmentreichthum bei der Untersuchung äusserst störenden Einfluss ausübt und mir zur Zeit kein brauchbares Mittel zur Entfernung desselben bekannt ist. Die Zellen des Retinealtheiles wurden, je weiter sie von der eigentlichen Retina entfernt sind, desto kleiner. An der Grenze zeigen sie sich häufig als grosse Palissadenzellen, die dann immer kürzer und kürzer werden, bis wir es beim Uebergang in die Iris mit verhältnissmässig kleinen, runden Zellen zu thun haben. Was die Derivate des mesodermatischen Theiles betrifft, so habe ich nur bindegewebige Elemente und eine grössere Anzahl von Gefässen auffinden können. Muskeln konnte ich weder im Ciliar- noch Iristheil der Gefässhaut bemerken.

Vor allem ist es der grosse Gefässreichthum, durch welchen das Corpus ciliare sich auszeichnet und welcher die Function desselben genügend illustrirt. Ich glaube, dass wir es weniger mit einer Fixi-

rungsvorrichtung der Linse oder einem Accommodationsapparate zu thun haben, als vielmehr mit einem Organ, das hauptsächlich, wie das auch Leuckart schon hervorgehoben hat, in dem Dienste der Ernährung des Auges oder specieller der Linse und des Glaskörpers steht. Sehr schön lässt sich die umfangreiche Vascularisirung an Tangentialschnitten, wie Fig. 30 zeigt, beobachten. An einem solchen Schnitt lässt sich dann auch die weitere Thatsache constatiren, dass wir es eigentlich nicht mit einem Corpus ciliare, sondern nur mit einer Anzahl von Processus ciliares zu thun haben, welche allerdings in den weitesten Grenzen zu variiren scheint. Während sie z. B. bei den Batrachiern sehr beträchtlich ist, habe ich bei *Triton*, wo die Verhältnisse sonst im Wesentlichen die gleichen sind (Fig. 28), dieselbe sehr gering gefunden. Mit dem Umstande, dass die Processus ciliares nicht aus einem Corpus ciliare strahlen, erklärt sich auch die Thatsache, dass wir auf Frontalschnitten, wenn dieselben gerade zwischen zwei Processus verlaufen, keine Spur von einem solchen Gebilde auffinden. Da nun, wie bereits angedeutet, bei *Triton* sehr wenig Ciliarfortsätze vorhanden sind, kann man leicht in einer Schnittserie das Vorhandensein derselben übersehen. Bei aufmerksamer und ganz genauer Durchmusterung wird man sie aber, wie man sich leicht veranschaulichen kann, immer finden müssen. Wie kommt es nun, dass Kessler sie nicht bemerkt hat? Ich will noch folgenden mir aufgestossenen Befund mittheilen, vielleicht lässt sich dann eher eine Antwort auf diese Frage geben. Zwei Exemplare von *Bufo vulgaris*, wovon bei dem einen die Schwanzreduction eben begonnen hatte, bei dem anderen fast vollendet war, zeigen mir auf Frontalschnitten, dass bei dem älteren von einem Ciliarkörper, respective von Ciliarfortsätzen keine Rede sein kann, wohl aber bei dem jüngeren. Die Schnittserie von der älteren Larve, also dem im Ganzen weiter entwickelten Thiere, habe ich zu mehreren Malen mit der grössten Aufmerksamkeit einer Durchsicht unterzogen, so dass ich eigentlich auch bei der denkbar ungünstigsten Schnittrichtung die Ciliargebilde, wenn dieselben vorhanden wären, hätte auffinden müssen. Ganz Aehnliches habe ich bei *Triton* zu beobachten Gelegenheit gehabt. Wenn man auch bei den Untersuchungen in dieser Richtung sehr bald zu der Ueberzeugung kommen muss, dass wir es hier mit einer sehr unregelmässigen Bildung zu thun haben, die innerhalb sehr weiter Grenzen abändern kann, so wird dies doch immer noch nicht genügen, sich die erwähnte Thatsache vollständig befriedigend zu erklären. Soll man annehmen, dass ein bei dem einen Thiere vorhandenes Organ bei einem anderen

derselben Species nicht existirt? Schon innerhalb einer und derselben Familie, wohl auch bereits innerhalb derselben Ordnung eine solche Verschiedenheit annehmen zu müssen, würde gewiss bei der Beurtheilung des Werthes des betreffenden Organes als sehr beachtenswerth erscheinen müssen. So viel steht fest, in dem Ciliarkörper der Amphibien haben wir ein höchst unregelmässiges, in Folge dessen complicirtes Gebilde zu erblicken. Es würde sich gewiss lohnen, dasselbe einer eingehenden Specialuntersuchung zu unterwerfen, zumal wenn man noch die Beziehung zur Accommodation näher ins Auge fasst. Hierbei würde man aber bei der Beschaffung des Untersuchungsmaterials die grösste Vorsicht beobachten müssen, dass man stets mit absoluter Sicherheit die Art der betreffenden Larven kennt. In Folge dessen würden, da eine Bestimmung von Amphibienlarven, besonders sehr junger Stadien, kaum mit der erforderlichen Sicherheit auszuführen ist, nur Thiere eigener Zucht als zuverlässig zu betrachten sein.

VI. Capitel.

Die Netzhaut.

Ueberblickt man einmal, wenn auch nur oberflächlich, die bereits über die Retina existirende Literatur, so wird es begreiflich, wenn nicht selbstverständlich erscheinen, dass ich im Folgenden von einer eingehenden Detailschilderung als weit über die Grenzen dieser Arbeit hinausgehend absehe. Ueber die Retina der verschiedenen Wirbelthierclassen, als Ganzes sowohl als auch über die einzelnen sie zusammensetzenden Schichten, giebt es eine so grosse Anzahl von zum Theil sehr umfangreichen Abhandlungen, welche allerdings grösstentheils mehr die anatomischen als die entwicklungsgeschichtlichen Verhältnisse berücksichtigen, dass ich Anfangs sogar Willens war, dieses Gebiet völlig unberücksichtigt zu lassen. Darin bestärkt mich noch der Umstand, dass ich fast alle meine Präparate in Bezug auf die eigentlichen lichtpercipirenden Elemente, die Stäbchen und Zapfen, nach den veröffentlichten Notizen und aus verschiedenen anderen Gründen für nicht ganz zuverlässig halten musste. Ich konnte es mir aber doch nicht versagen, die einmal vorhandenen Präparate auch in dieser Beziehung zu durchmustern. Da sich mir sehr bald äusserst Interessantes darbot, habe ich mich schliesslich veranlasst gefühlt, die

Hauptzüge der Entwicklung der Retina, wie sie sich mir an meinen Präparaten darstellen, hier wiederzugeben. Ich will aber ausdrücklich erwähnen, dass bei weitem nicht alle bereits beschriebenen Elemente Berücksichtigung finden konnten. Dies würde einmal zu weit geführt haben, das andere Mal sind aber dieselben bis jetzt noch keineswegs alle in ihrem Bau, ja sogar mehrere nicht einmal in ihrer Existenz als sichergestellt zu betrachten. Es wird sich also hier nur um die Darstellung der gröberen Entwicklungsvorgänge handeln.

Bei dem Eintritt in das freie Leben ist bekanntlich die Umbildung der primären Augenblase so weit vorgeschritten, dass sich die vordere, sehr dicke Augenblasenwand der hintern sehr dünnen, in der Regel einschichtigen bis zur unmittelbaren Berührung genähert hat. Ob wir es mit einer Schrumpfung oder dergleichen zu thun haben, wenn wir auf Präparaten späterer Stadien wieder eine bedeutende Lücke zwischen beiden Lamellen finden, oder ob dieselbe als für die gehörige Entwicklung der Sinneselemente nothwendig durch Wachsthumsdifferenz entsteht, vermag ich nicht zu entscheiden. Aus der distalen starken Wand entstehen im weiteren Entwicklungsverlauf die verschiedenen Retinaschichten; die proximale, die Lamina fusca, liefert das Pigmentum nigrum. Während bei der Geburt von einer Schichtung der distalen Wand noch keine Spur zu bemerken ist, und die Zellen mit ihren mehr oder weniger unregelmässigen Kernen einen auffälligen Unterschied nicht erkennen lassen, hat sich in der proximalen insofern schon kurze Zeit vor der Geburt eine Veränderung eingestellt, als deutliche Pigmentirung auftritt, welche dann immer mehr und mehr an Umfang und Intensität zunimmt. Die erste Differenzirung in Schichten, die sich geltend macht, liefert die sogenannte innere granulirte oder innere reticuläre Schicht. Es hat bei der Bildung den Anschein, als ob an der betreffenden Stelle, ungefähr ein Viertel der gesammten Dicke der Retina von der inneren Peripherie entfernt, die Zellen auseinanderwichen und sich ein Spaltraum bilde, der, in der Mitte am breitesten, nach den Seiten allmählich sich zuspitzend verläuft. Unmittelbar darauf, oder wohl häufig auch zu gleicher Zeit, geht in etwa derselben Entfernung von der äusseren Peripherie ein gleicher Process vor sich, nur dass hier die Zellen nicht so weit von einander weichen. Es entsteht hier die sogenannte äussere granulöse oder äussere reticuläre Schicht (Fig. 31). In den mikroskopischen Präparaten markiren sich beide Granulosae als hellere Partien, äusserst schwach im Vergleich zu der Umgebung tingirt. Wenn man sie bei stärkerer Vergrösserung betrachtet, so bieten sie das Bild eines fein-

maschigen Netzwerkes, einer fein porösen schwammigen Masse dar; sie nehmen sich genau wie die graue Substanz des Hirnes aus. Was die Granulosa interna anbelangt, so, glaube ich, kann es keinem Zweifel unterliegen, dass dieselbe in Entstehung und Beschaffenheit der grauen Hirnsubstanz an die Seite zu setzen ist. Auf dieser Entwicklungsstufe präsentirt sich die Retina als aus fünf Schichten zusammengesetzt, von denen die innere, die mittlere und die äussere aus mehreren Lagen von Zellen bestehen, deren Protoplasma sehr weich ist, so dass man in Folge dessen so gut wie keine Zellgrenzen zu beobachten im Stande ist, und deren Kerne allmählich eine mehr rundliche Form, gegenüber der unregelmässig länglichen, angenommen haben. Die beiden Zwischenschichten werden aber aus einem Abscheidungs- oder Umwandlungsproducte der anliegenden Zellschichten gebildet. Nach der gewöhnlichen Bezeichnung haben wir in der inneren Zellenschicht die Ganglienkugeln, in der mittleren die innere Körnerschicht, in der äusseren die äussere Körnerschicht zu erblicken. Mehr als diese fünf Schichten kann ich nach meinen Beobachtungen nicht unterscheiden. Die gewöhnlich zu der Retina gerechnete Limitans interna gehört, wie wir bereits früher gesehen haben, zum Glaskörper, die Nervenfaserschicht, den in einzelne Nervenfasern aufgelösten Opticus, kann man, streng genommen, so wenig wie jeden anderen Sinnesnerv, mit zu dem percipirenden Organe rechnen. Die Limitans externa habe ich in keinem meiner Präparate auffinden können. Ist dieselbe überhaupt schon als eine Membran isolirt worden? Ich glaube es nicht. Die Stäbchen- und Zapfenlage schliesslich hat für mich, wie aus der weiteren Darstellung hervorgehen wird, keinen Anspruch auf die Bezeichnung einer selbständigen Schicht, sie gehört der äusseren Körnerschicht zu. Beide zusammen repräsentiren als ein Ganzes das eigentliche Sinnesepithel. Ich habe zwar die gewöhnlich üblichen Bezeichnungen der einzelnen Retinaschichten des leichten Verständnisses halber beibehalten, will aber nicht unerwähnt lassen, dass mir bei meinen Untersuchungen das diese Namen rechtfertigende Charakteristicum, Stäbchen und Zapfen ausgenommen, durchaus nicht zur Anschauung gekommen ist. Man findet deshalb auch in der neueren diesbezüglichen Literatur bereits eine Reihe neuer Namen eingeführt, allein über dieselben herrscht noch lange nicht die erforderliche Einigkeit.

Was das erste Auftreten der specifischen Sinneselemente, der Stäbchen und Zapfen, anbelangt, so kann man die allerersten Spuren bereits am Schlusse der embryonalen Entwicklungsperiode finden. An meinen Präparaten hat sich bei den mittleren Stadien das Pigmentum

nigrum von der hinteren Fläche der Retina um ein ganz beträchtliches Stück entfernt, nicht aber bei ganz jungen Larven und beim ausgebildeten Thiere, ein Umstand, den ich schon kurz angedeutet habe, dessen Grund ich aber, da alle Präparate gleich behandelt worden sind, nicht mit Bestimmtheit anzugeben vermag. Es stört also bei der Untersuchung der ersten Anlage der Sinneselemente das Pigment ganz erheblich, dass ich so zu sagen erst auf Umwegen das erste Anfangsstadium als solches constatiren konnte. Von der Thatsache ausgehend, dass wir auch bei allen übrigen Sinnesorganen, den Stäbchen und Zapfen des Auges entsprechend, in ihrem Bau gleich typisch sich auszeichnende Elemente, die Sinneshaare, antreffen, schloss ich, dass vielleicht die primäre Anlage dieser Elemente bei allen Sinnesorganen gleich oder doch wenigstens sehr ähnlich sein könnte. Ich unterwarf dann meine Präparate, welche ja Oberhaut, Nase und Ohr zum Theil mit enthielten, einer näheren Durchsicht, um an diesen Organen, wo das störende Pigment so gut wie fehlt, die ersten Anfänge der specifischen Sinneselemente aufzufinden. Ich nahm zunächst auf die Oberhaut, als das allgemeinste Sinnesorgan, Rücksicht. Hier fielen mir, besonders an vielen Zellen in unmittelbarer Nähe der Haftorgane und auch an Zellen der letzteren selbst, im Innern gelegene helle Räume auf, welche sich auch an vereinzelten Zellen der übrigen Haut vorfanden. Als ich dieselben schliesslich in Ohr- und Nasenanlage gleichfalls constatiren konnte, kam ich auf die Vermuthung, dass auch in der Retina die Sinneselemente auf gleiche Weise ihren Ursprung nehmen möchten. Ich brauchte jetzt auch nicht lange zu suchen, um an Schnitten eben ausgeschlüpfter Larven an der hinteren Fläche der distalen Augenbecherlamelle unmittelbar am Pigment kleine helle Bläschen wahrzunehmen. Ich habe später schon auf einigen Präparaten von Embryonen solche Gebilde gefunden. Diese erste Anlage der Sinneselemente habe ich bei sämmtlichen von mir untersuchten Amphibien als sich vollständig gleich verhaltend gefunden (Fig. 31). Die folgende Darstellung der Weiterentwicklung bezieht sich aber zunächst nur auf *Siredon pisciformis*. Bei den übrigen Amphibien scheinen die Verhältnisse ganz ähnlich zu sein, wenn auch in gar mancher Beziehung kleine Abweichungen vorhanden sind.

Innerhalb des Protoplasmas der einzelnen Zellen der äusseren Schicht, welches, da eine Zellmembran fehlt und auch die Randzone keine festere Consistenz besitzt, an der an das Pigmentum nigrum grenzenden Fläche als ein continuirlicher Saum erscheint (Figg. 32, 35), tritt neben dem Kern nach aussen zu ein in den Präparaten sich

in der Regel als helles rundes Bläschen darstellendes Gebilde auf. Ob nun freilich die Continuität in Wirklichkeit besteht, muss als sehr zweifelhaft angesehen werden, da doch eine gewisse Isolirtheit der lichtpercipirenden Elemente, der Sinnesepithelzellen, kaum erlässlich ist. Durch diese Bläschen- oder Kugelbildung, wie ich vorläufig diesen Entwicklungsvorgang bezeichnen will, tritt eine ausgesprochene Segmentirung jenes protoplasmatischen Saumes ein. Es bilden sich Höcker, die an ihrem freien Pole eine kleine Spitze tragen. Dieses Stadium veranschaulichen die Figg. 33, 39. Trotzdem nun die meisten Präparate in der Hauptsache solche Bilder geben, liegen die Verhältnisse doch etwas anders. Fig. 35 und 36 geben Abbildungen gleicher Altersstufen. Sie illustriren die richtigen Verhältnisse. In Wirklichkeit haben wir es nämlich nicht mit Kugeln oder Bläschen zu thun, sondern mit einer hellen, aufgeklärten Zone innerhalb des Protoplasmas. Da in den seltensten Fällen die Schnittrichtung genau durch den grössten Durchmesser dieser hellen Zonen verlaufen, vielmehr in der Regel dieselben nur anschneiden wird, erhält man bei der abgerundeten Form der Zellen so häufig kreisförmig begrenzte helle Räume, die Anschnittstelle. Gewiss haben in manchen Fällen die hellen Zonen auch annähernd Kugelgestalt. Ein weiteres Entwicklungsstadium geben die Figg. 34, 37 wieder, und zwar ist Fig. 34 das häufigere, aber weniger typische Bild. Jetzt lässt sich deutlich erkennen, welche Bedeutung jenen hellen Zonen zukommt und zu welchen Gebilden sich die bereits weiter oben erwähnten Spitzchen, die sich über denselben erheben, entwickeln. Die ersteren werden zu Innengliedern, die letzteren zu den Aussengliedern der Stäbchen und Zapfen. Auf weiteren Stadien nehmen sie allmählich ihre definitive Gestalt an (Figg. 38, 39). Fig. 40 giebt einen Theil der fast vollständig entwickelten Retina wieder. Hier sieht man zwischen den mächtigen Stäbchen verhältnissmässig sehr kleine Zäpfchen liegen. Wie sich aus den verschiedenen Zeichnungen früherer Stadien ergiebt, bestehen wohl an den verschiedenen primitiven Sinneselementen eine Reihe von Verschiedenheiten, aber ich bin nicht im Stande, irgend eine als charakteristisch zu bezeichnen, so dass also Stäbchen und Zapfen in derselben Weise angelegt werden und auch längere Zeit sich annähernd gleich entwickeln. Aller Wahrscheinlichkeit nach wird allerdings schon ziemlich frühzeitig ein geringer Unterschied bestehen, ich habe mich aber nicht darauf einlassen können, in dieser Richtung Untersuchungen anzustellen, da ich eine Detailschilderung der feineren Structur nach Sublimatpräparaten ohne Vergleichung mit solchen, die auf andere Weise

conservirt sind, nicht für unbedingt zuverlässig halten kann. Inwieweit freilich diese Befürchtung sich bewahrheitet, muss noch dahingestellt bleiben. Schliesslich giebt auch in dieser Beziehung die sonst so bewährte Sublimatconservirung die Verhältnisse noch am natürlichsten wieder. Eine zu grosse Differenz zwischen den bereits beobachteten Thatsachen mit meinen weiteren Befunden lassen es mich vorläufig nicht wagen, dieselben jetzt anzugeben. Hoffentlich bietet sich mir bald Gelegenheit, meine Untersuchungen wieder aufzunehmen, um durch umfangreiche Vergleichung ein sicheres Resultat über Einzelheiten in der Entwicklung des Sinnesepithels und, wie ich gleich hier anfügen will, auch der übrigen Retina zu erhalten.

Nach dieser Darstellung dürfte es noch nothwendig sein, der Frage etwas näher zu treten: haben wir in den Sinneselementen Cuticularbildungen zu erblicken oder nicht? Früher wurden sie allgemein für solche gehalten, neuerdings hat sich die Mehrzahl der Autoren dagegen ausgesprochen.

Die Entwicklungsgeschichte lehrt, dass wir in den Stäbchen und Zapfen Theile zu erblicken haben, die durch Wachsthum der Zellen der äusseren Retinaschicht (der sogenannten äusseren Körnerschicht) entstanden sind. Früher, ehe ich noch diese Entstehung der Stäbchen und Zapfen constatirt hatte, konnte ich mich nicht recht mit dem Gedanken vertraut machen, dass die lichtpercipirenden Elemente Cuticularbildungen seien, und zwar weil ich beobachtet hatte, dass dieselben nicht nur an der Basis, wo sie den Matrixzellen aufsitzen, wachsen, sondern in toto. Nach der gewöhnlichen Definition von Cuticularbildungen, wonach sie Abscheidungen von Zellen sind, dürfen sie sich aber nur durch Wachsthum an den Flächen, an denen sie mit den Matrixzellen in Berührung stehen, vergrössern. Man wäre nun wenigstens, um den Cuticularcharakter in diesem Sinne aufrecht zu erhalten, zu der gewiss nicht sehr wahrscheinlichen Annahme gezwungen worden, der z. B. Manz huldigte, der später aber davon abkam, dass die sich zwischen den einzelnen Stäbchen und Zapfen verzweigenden Pigmentzellen der hinteren Augenblasenwand gleichfalls mit als Matrixzellen der betreffenden Cuticularbildung thätig seien. So viel steht also fest, dass in diesem älteren Sinne Stäbchen und Zapfen nicht als Cuticularbildungen zu betrachten sind. Es fragt sich nun nur, ob, unter Berücksichtigung anderer Cuticulabefunde, diese engere Definition haltbar ist. Diese Frage muss aber ganz bestimmt mit nein beantwortet werden. Es lässt sich die Cuticula im weitesten Sinne unmöglich als Zellenabscheidung erklären. Die Definition muss

eine viel weitere sein. Die Cuticula ist ein den specifischen Zellcharakter entbehrende Bildung, die ihre Entstehung anderen Zellen verdankt, mit denen sie im Zusammenhange bleibt. So entsteht sie einmal durch Abscheidung, das andere Mal durch Metamorphose, das dritte Mal durch gewöhnliches Wachsthum von Matrixzellen. Man findet häufig die mannigfachsten Uebergänge zwischen den gewöhnlichen Zellen und der Cuticula. Es kann hier nicht meine Aufgabe sein, auf die allerdings sehr interessante Bildungsgeschichte der verschiedenen Cuticulaformen einzugehen. Niemand wird aber in Abrede stellen können, dass nach dieser allein haltbaren Auffassung Stäbchen und Zapfen Cuticularbildungen sind.

Was schliesslich die übrige Retina anbelangt, so will ich kurz noch auf die Radialfasern zu sprechen kommen. Spuren derselben glaube ich schon an sehr jungen Larven gesehen zu haben, vor allem bei *Triton* und *Siredon*, bei welchen Thieren dieselben in vorgeschrittener Entwicklung sehr stark sind. Es existiren ja über Charakter und Function dieser Müller'schen Radialfasern so weitgehende Meinungsverschiedenheiten wie wohl kaum über einen anderen Theil der Retina. Während einerseits in denselben ein einfaches Stützgerüst erblickt wird, deutet man sie andererseits als rein nervöses Gebilde. Sogar eine vermittelnde Auffassung, die beides in ihnen sieht, fehlt nicht. Nach meinen Beobachtungen an Amphibienlarven kann es sich kaum um etwas anders handeln als um die einfache Fortsetzung der Nervenfasern. Der Grund, den man gegen die nervöse Natur geltend gemacht hat, dass zu wenig solcher Radialfasern vorhanden wären, um die grosse Menge von Stäbchen und Zapfen zu innerviren, ist durchaus unhaltbar. Ich habe z. B. an Schnitten von $^{1}/_{150}$ mm Stärke auf den mittleren Augenschnitten bis 150 Radialfaserstränge gezählt. Bedenkt man dann, dass ein solcher Strang nicht eine Nervenfaser, sondern ein ganzes Bündel repräsentirt, so werden gewiss alle Sinneselemente von einer eigenen Nervenfaser versorgt werden können, wenn dies überhaupt nothwendig ist. Dass wir es in Wirklichkeit mit Nervenfaserbündeln zu thun haben, kann keinem Zweifel unterliegen. Ich habe an verschiedenen Stellen, besonders in der Nähe der Opticusmündung, das innere Ende der Radialfasern in ein Büschel einzelner Fasern ausstrahlen sehen, welch letztere ganz unzweifelhaft den Charakter von Nervenfasern zeigten. Leider hat sich an meinen Präparaten fast durchgängig die Nervenfaserschicht von der Retina losgelöst, so dass eine Verfolgung des Verlaufes der Radialfasern auf eine grössere Strecke nicht möglich ist. An einzelnen Stellen habe ich gerade durch

dieses Zerreissen der Nervenfasern so instructive Bilder erhalten, dass die rein nervöse Natur der Radialfasern vollkommen klar dargethan wird (Fig. 40). Am deutlichsten markiren sie sich während des Verlaufs durch die innere granulirte Schicht. Nach Eintritt in die innere Körnerschicht hält es bedeutend schwerer, sich sicheren Aufschluss über den Charakter zu verschaffen. Ich habe aber an verschiedenen Stellen älterer Stadien deutlich genug den Uebergang in langgestreckte Anschwellungen, die zwischen den rundlichen Zellen der Körnerschicht liegen, gesehen, allerdings nur bei *Triton* und *Rana*. Bei *Siredon* verlaufen die Fasern stets, ohne in eine solche Anschwellung überzugehen, wie auch Fig. 40 deutlich zeigt. Ob wir es bei diesen Anschwellungen mit Zellen zu thun haben, habe ich nicht entscheiden können. Am äusseren Ende, also an der Grenze der äusseren granulösen Schicht, strahlt das Faserbündel wieder in einzelne Fasern aus. Mir hat es bei genauer Betrachtung der Auflösung der Radialfasern in der äusseren Granulosa häufig den Anschein geboten, als ob diese Schicht überhaupt weiter nichts wäre als eine zweite Nervenfaserschicht. Ich enthalte mich aber in dieser Beziehung jedes bestimmten Urtheiles. Den genaueren Zusammenhang mit den Stäbchen und Zapfen habe ich nicht auffinden können.

Zum Schluss habe ich noch des Opticus und der Nervenfaserschicht zu gedenken. Schon bei der Geburt kann man deutlich Nervenfasern am Augengrunde sehen und ebenso im Augenblasenstiel. Ich habe dann die embryonale Entwicklung zu verfolgen gesucht, um vielleicht etwas Sicheres über den Ort der Entstehung zu erfahren, ob die Nervenfasern im Gehirn ihren Ursprung nehmen und in der präformirten Bahn, dem Augenblasenstiel, centrifugal, oder ob sie, in der Retina entstehend, von dieser centripetal wüchsen, oder ob sie schliesslich an allen Stellen der Augenanlage, vor allem dem Augenblasenstiel gleichzeitig entständen. Ich habe aber keine sichere Entscheidung gewinnen können. Vielleicht lässt sich unter verschiedenen Combinationen ein Schluss aus dem an der geschilderten Augenmissbildung gemachten Befunde machen, dass in dem normalen Auge Nervenfasern existiren, in dem abnormen, das während seiner Entwicklung einen eigentlichen Augenblasenstiel entbehrt hat, aber fehlen. Freilich etwas absolut Sicheres dürfte auch hieraus kaum zu erschliessen sein.

Schluss.

Aus der vorstehenden entwicklungsgeschichtlichen Darstellung geht hervor, dass der grösste Theil der Augenentwicklung bei den Amphibien in das Larvenleben fällt, also eine postembryonale ist. Beim Eintritt in das Leben ist zwar das Auge in seiner Anlage vorhanden, aber doch noch ganz erheblich von der definitiven Gestalt verschieden. Bei einer oberflächlichen Betrachtung des Auges einer eben ausgeschlüpften Amphibienlarve dürfte vielleicht jeder zu der Annahme neigen, dass mit einem so wenig entwickelten Organ wohl kaum schon die Verrichtung einer Function verknüpft sein könne. Wie sich aber bei einer genaueren Untersuchung ergiebt, zeigt das Auge der jungen Larven bereits das Wesentliche, was eine Sinneswahrnehmung ermöglicht. Wir haben gesehen, dass bereits zur Zeit der Geburt die Anlage eines specifischen Sinnesepithels vorhanden ist, und dass dasselbe durch eine Nervenleitung mit dem Centralnervensystem in Verbindung steht. Es musste sich mir natürlich die Frage aufdrängen, ob diese primitive Anlage schon befähigt sei, irgend welche Lichtperception auszuüben. Es kann sich bei Beantwortung dieser Frage natürlich nur um das „Ob", nicht um das „Wie" handeln.

Ich habe einige Versuche angestellt, die ich hier noch kurz mittheilen will. Wie man leicht beobachten kann, tritt mit Beginn der Dunkelheit auch in dem belebtesten Aquarium Ruhe ein. Ich brachte nun ein grosses Glasgefäss mit jungen Froschlarven, von denen die einen vor wenigen Stunden, die anderen vor einigen Tagen ausgeschlüpft waren, und eine Anzahl von Eiern, die in allernächster Zeit auskommen mussten, in ein Zimmer, das so weit abgedunkelt war, dass nur aus unmittelbarer Nähe noch das Verhalten der Larven beobachtet werden konnte. Wie nicht anders zu erwarten, trat sehr bald allgemeine Ruhe ein. Ich brachte dann plötzlich eine intensiv brennende Lampe in die Nähe des Gefässes. Der Effect war ein ganz evidenter. Es trat augenblicklich bei den freien und sogar auch bei den noch in den Eihüllen sich befindlichen Larven eine lebhafte Bewegung ein. Nach diesem Experimente konnte zwar kein Zweifel darüber obwalten, dass die Annäherung der Lampe von den Thieren wahrgenommen worden war, wohl aber darüber, ob die Ausstrahlung des Lichtes oder der Wärme das die Reaction verursachende Moment gewesen sei. Man hätte vielleicht auch aus diesem Versuche bereits

schliessen können, dass die Lichtstrahlen jene lebhafte Bewegung verursacht haben müssten, da doch ganz bestimmt das Wasser die geringe Wärmemenge absorbirt hatte. Um indess ganz sicher zu gehen, stellte ich noch folgenden Versuch an. An Stelle der Lampe näherte ich ein bis zur schwachen Rothgluth erhitzes Stück Metall, welches gewiss eine noch grössere Wärme ausstrahlte als die Lampe, wie auch ein in der Nähe aufgestelltes Thermometer constatiren liess. Während die Lampe an dem Thermometer, bei der verhältnissmässig kurzen Annäherungszeit, keine merkliche Temperaturerhöhung zeigte, war dies bei dem erhitzten Metallstück der Fall. Wäre nun bei dem ersten Versuch nicht das Licht, sondern die Wärme das von den Thieren Wahrgenommene gewesen, so hätte bei dem zweiten Versuche doch erst recht eine lebhafte Bewegung auftreten müssen. Indessen es war nicht das Geringste von einem Einfluss der angenäherten Wärmequelle zu beobachten. Hieraus folgt mit absoluter Sicherheit, dass die Larven trotz ihrer noch auf einer niederen Entwicklungsstufe stehenden Augen bereits Licht zu percipiren im Stande sind. Welcher Art freilich ein solcher Sehact sein muss, lässt sich experimentell nicht entscheiden. So viel, glaube ich, wird man aber mit Sicherheit annehmen dürfen, dass es sich um ein sehr specificirtes Bildersehen nicht handelt. Jene primitive Augenlage wird zunächst nur Helligkeitsunterschiede, oder wenigstens nicht viel mehr, wahrnehmen können. Erst im Laufe der Entwicklung, also während des freien Lebens, wird sich das Sehvermögen der Amphibien bis zu der späteren Vollkommenheit entfalten.

Erklärungen zu den Tafeln.

Bei sämmtlichen Abbildungen der Tafeln bezeichnen die hier alphabetisch geordneten Buchstaben:

a b Augenblase.
a e Aeussere Ectodermschicht.
a g s Aeussere granulirte Schicht.
a k s Aeussere Körnerschicht.
a s p Fötale Augenspalte.
a s t Augenblasenstiel.
c Cornea.
c c Ciliarkörper.
c e Cornea-Epithel.
c h Chorioidea.
c v Glaskörper.
d w Distale Augenblasenwand.
g Blutgefäss.
g s Ganglienzellenschicht.
h Hirn.
h l Hirnlumen.
i Iris.
i e Innere Ectodermschicht.
i g s Innere granulirte Schicht.
i k s Innere Körnerschicht.
k Knorpel.
l Linse.
l e Linsenepithel.
l f Linsenfasern.
l i Limitans interna.
l k Linsenkapsel.
l p Ligamentum pectinatum.
m Mesoderm.
m k Muskel.
n s Nervenfaserschicht.
p c Processus ciliaris.
p n Pigmentum nigrum.
p w Proximale Augenblasenwand.
r Retina.
r f Radialfaser.
s Sclera.
s s Stäbchenschicht.

Figg. 1—5. Horizontalschnitte durch verschiedene auf einander folgende Alterstufen von Embryonen von *Hyla arborea.* — Augenanlage und embryonale Entwicklung.

Figg. 6—10. Frontalschnitte durch gleiche Stadien. — Augenanlage und embryonale Entwicklung.

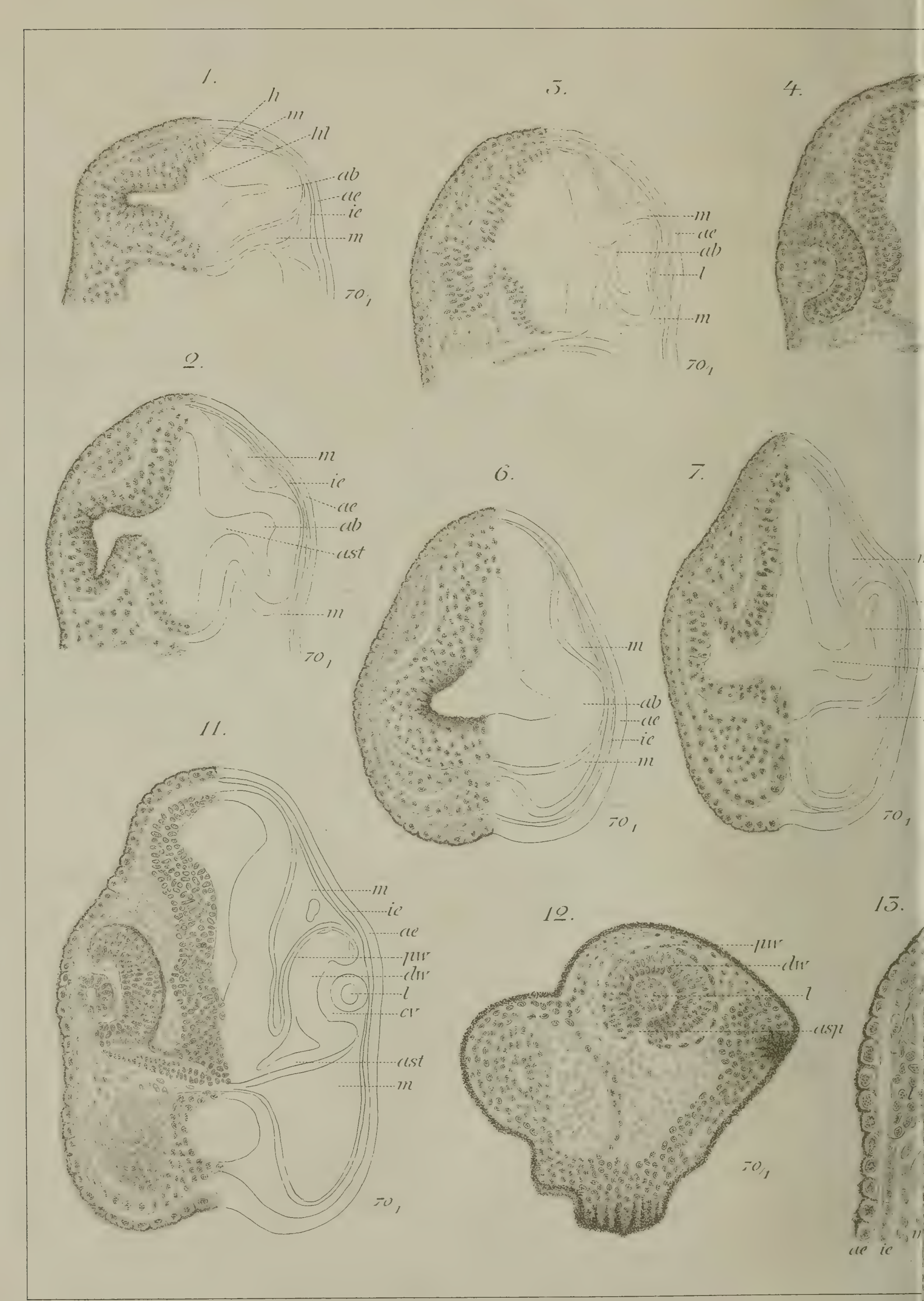
Fig. 11. Frontalschnitt durch eine eben ausgeschlüpfte *Hyla*-Larve. — Anfangszustand der postembryonalen Entwicklung.

Fig. 12.	Sagittalschnitt durch einen Embryo von *Hyla arborea*, gleichaltrig wie der von Figg. 3 u. 8. — Augenspalte.
Figg. 13, 14.	Schnitt durch das Auge eines *Bombinator*-Embryos. — Linsenanlage. — Fig. 14 ist das typisch richtige Bild.
Figg. 15—18.	Frontalschnitte durch die Augengegend von verschiedenen *Hyla*-Larven. — Linsenentwicklung.
Figg. 19, 20.	Theil eines Schnittes durch die Linse von einer Larve von *Bombinator igneus*. — Linsenkapsel.
Fig. 21.	Schnitt durch die Linse von *Triton taeniatus*. — Linsenfasergestalt.
Fig. 22.	Schnitt durch die Linse von *Triton taeniatus*. — Gegenseitige Linsenfaseranfügung.
Figg. 23, 24.	Frontalschnitte durch die Augengegend von *Hyla*-Larven. — Glaskörperbildung.
Figg. 25, 26.	Frontalschnitte von *Triton taeniatus*. — Cornea.
Fig. 27.	Frontalschnitt von *Triton taeniatus*. — Sclera.
Fig. 28.	Frontalschnitt durch das Auge von *Triton taeniatus*. — Iris. Ciliarkörper.
Fig. 29.	Frontalschnitt durch die Augengegend von einem fast ausgebildeten Thiere von *Rana esculenta*. — Iris und Ciliarkörper.
Fig. 30.	Schnitt parallel der Tangentialebene an den vorderen Linsenpol von *Rana esculenta*. — Ciliarkörper.
Fig. 31.	Schnitt durch einen Theil der Retina von einer jungen *Hyla*-Larve. — Schichtenbildung der Retina.
Figg. 32—39.	Schnitt durch einen Theil der Retina von *Siredon pisciformis*. — Entwicklung der Sinneselemente.
Fig. 40.	Schnitt durch einen Theil der Retina von *Siredon pisciformis*. — Gesammtbild. — Radialfaser.
Fig. 41.	Frontalschnitt durch die Augengegend einer *Bombinator*-Larve. — Augenmissbildung.
Fig. 42.	Schnitt durch das verbildete Auge.
Fig. 43.	Vorderer Linsenpol des verbildeten Auges.

Inhaltsverzeichniss.

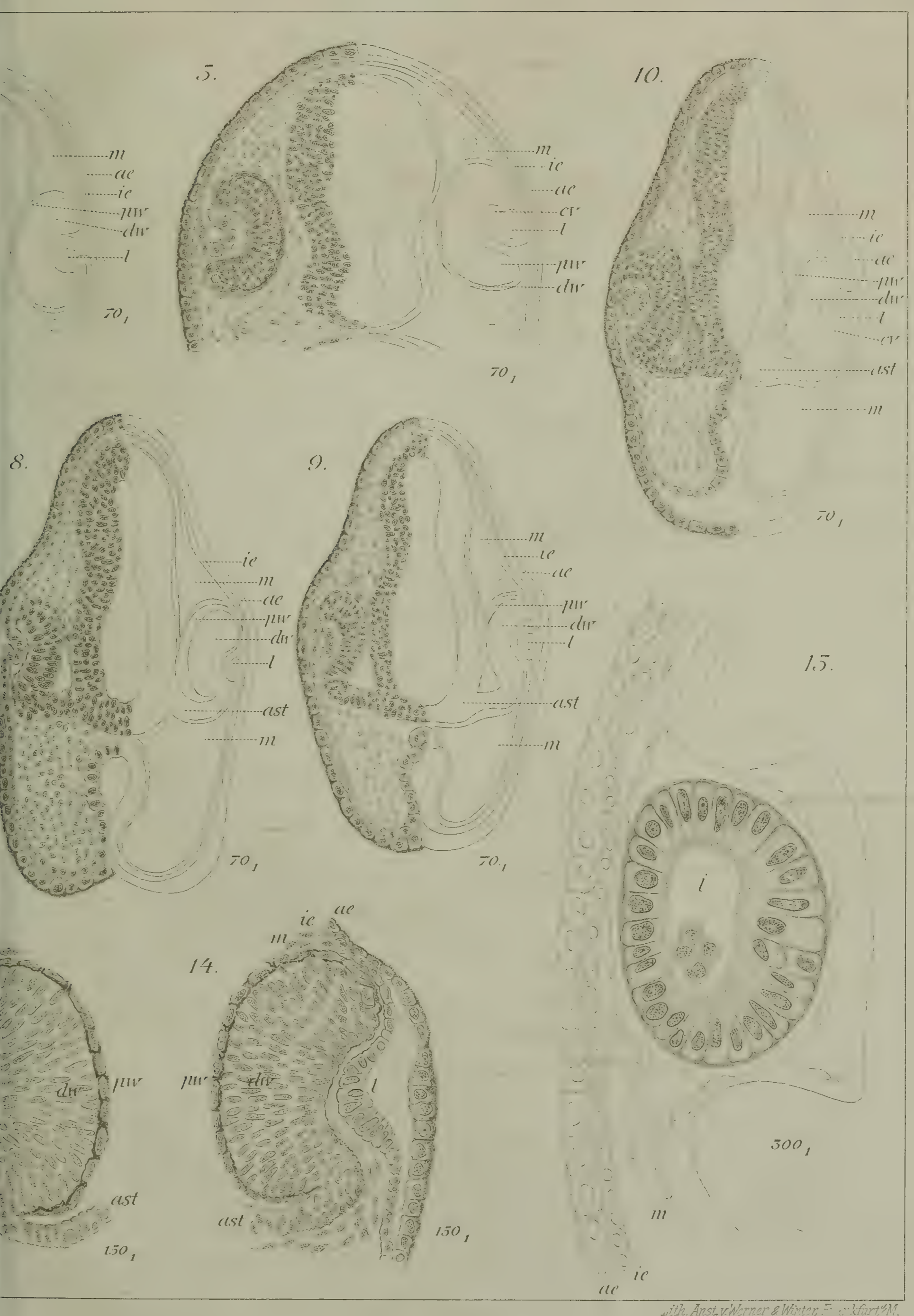
Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena.





E. Schoebel del.

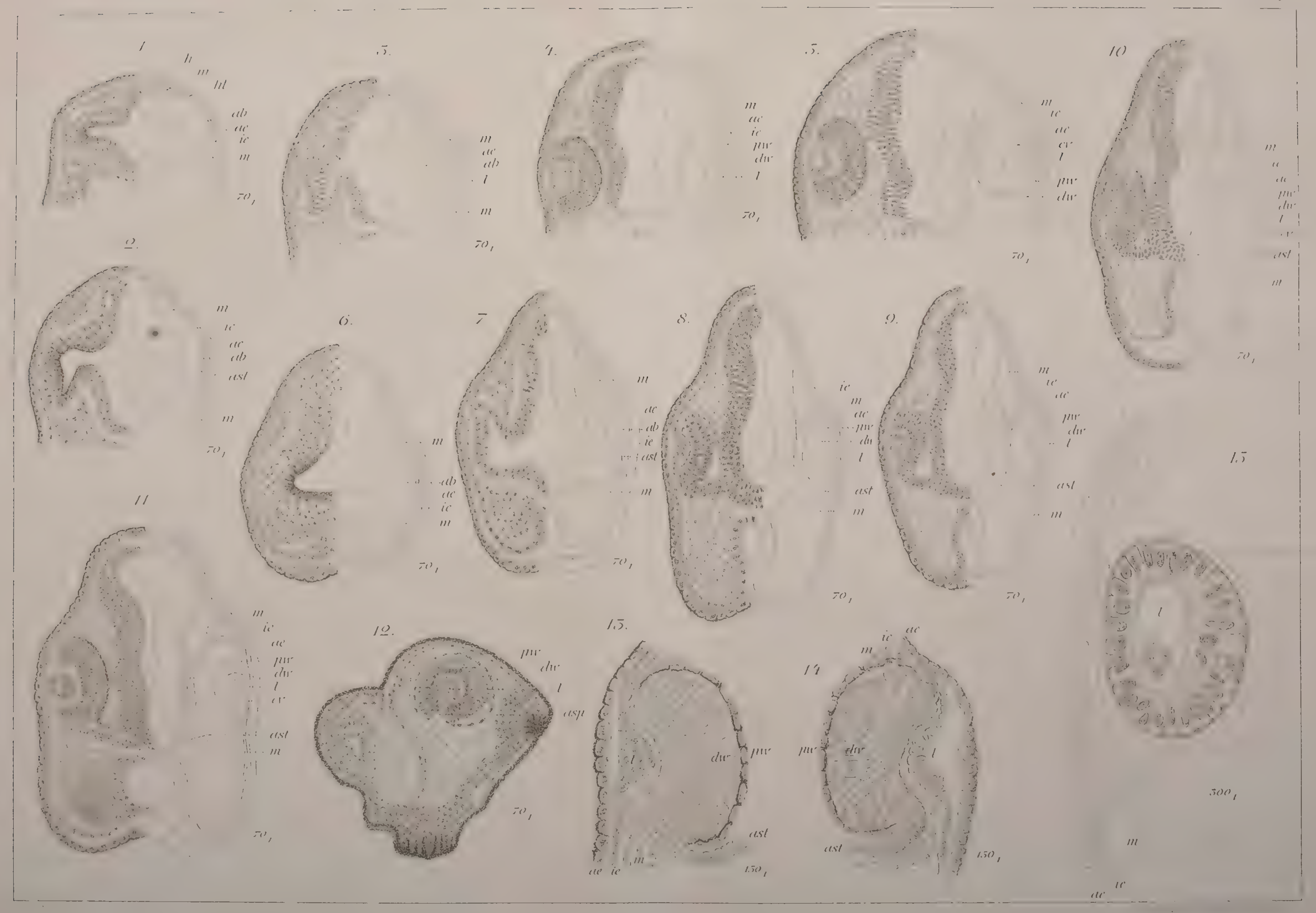
Taf. I.

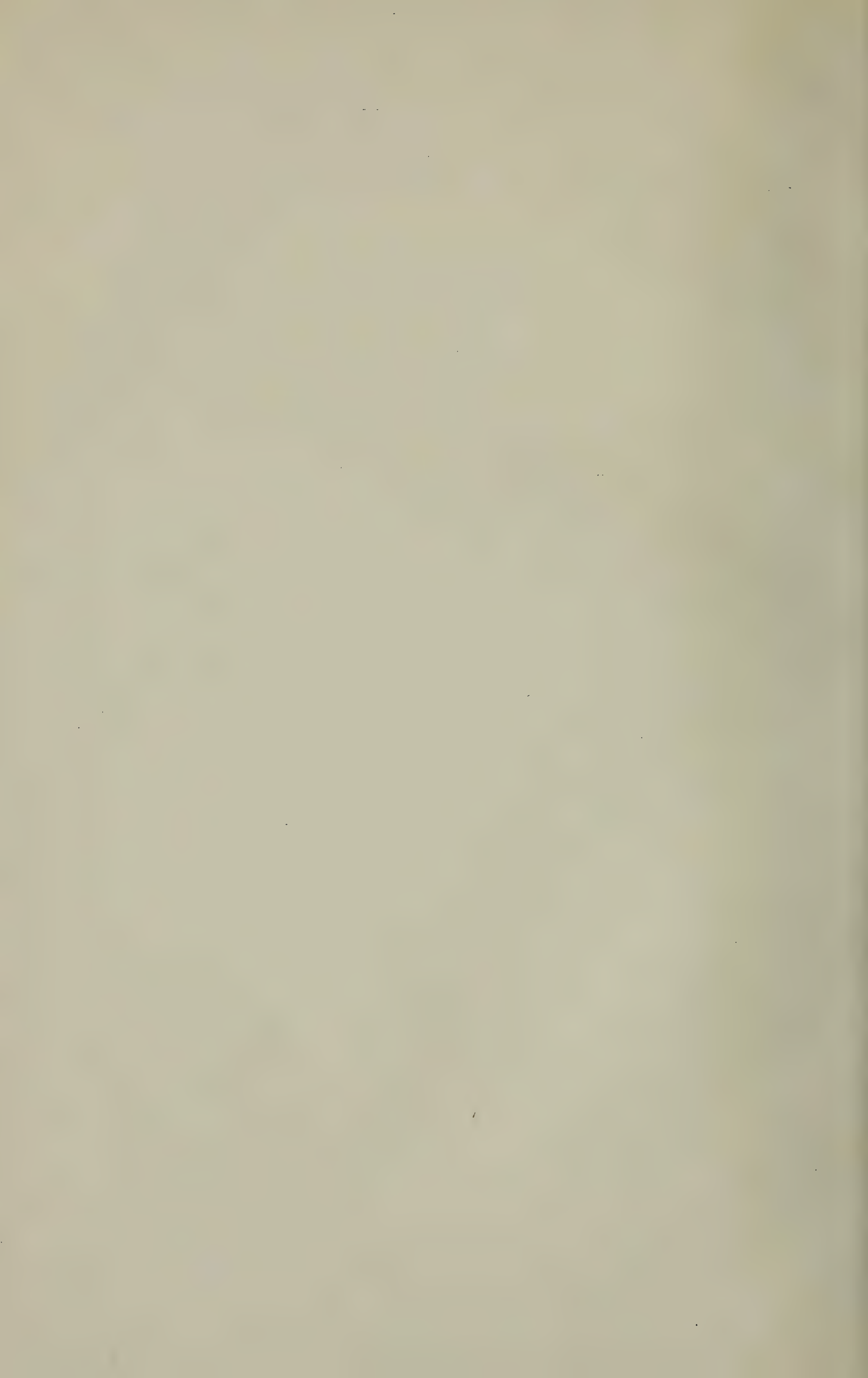


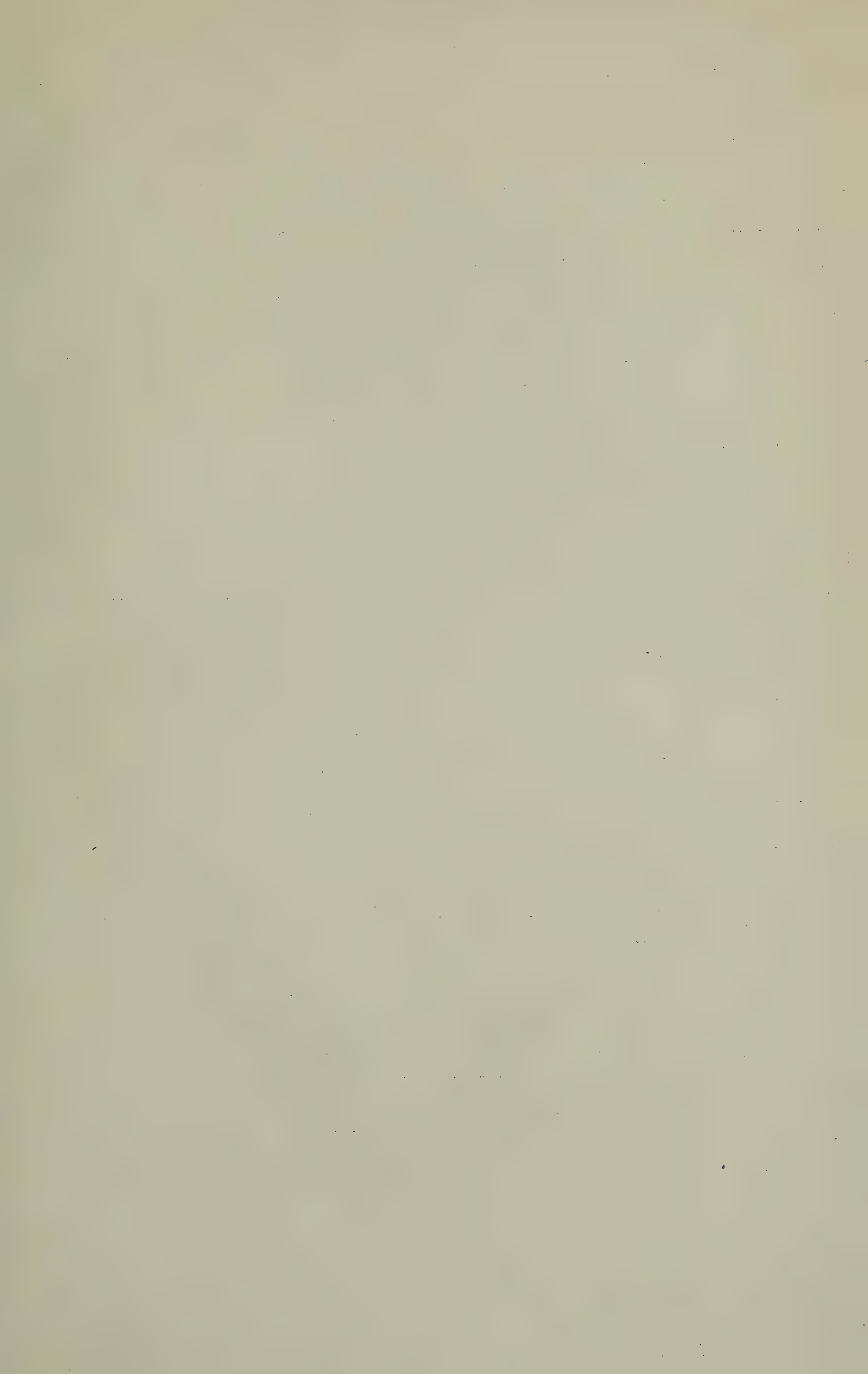
Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a/M.

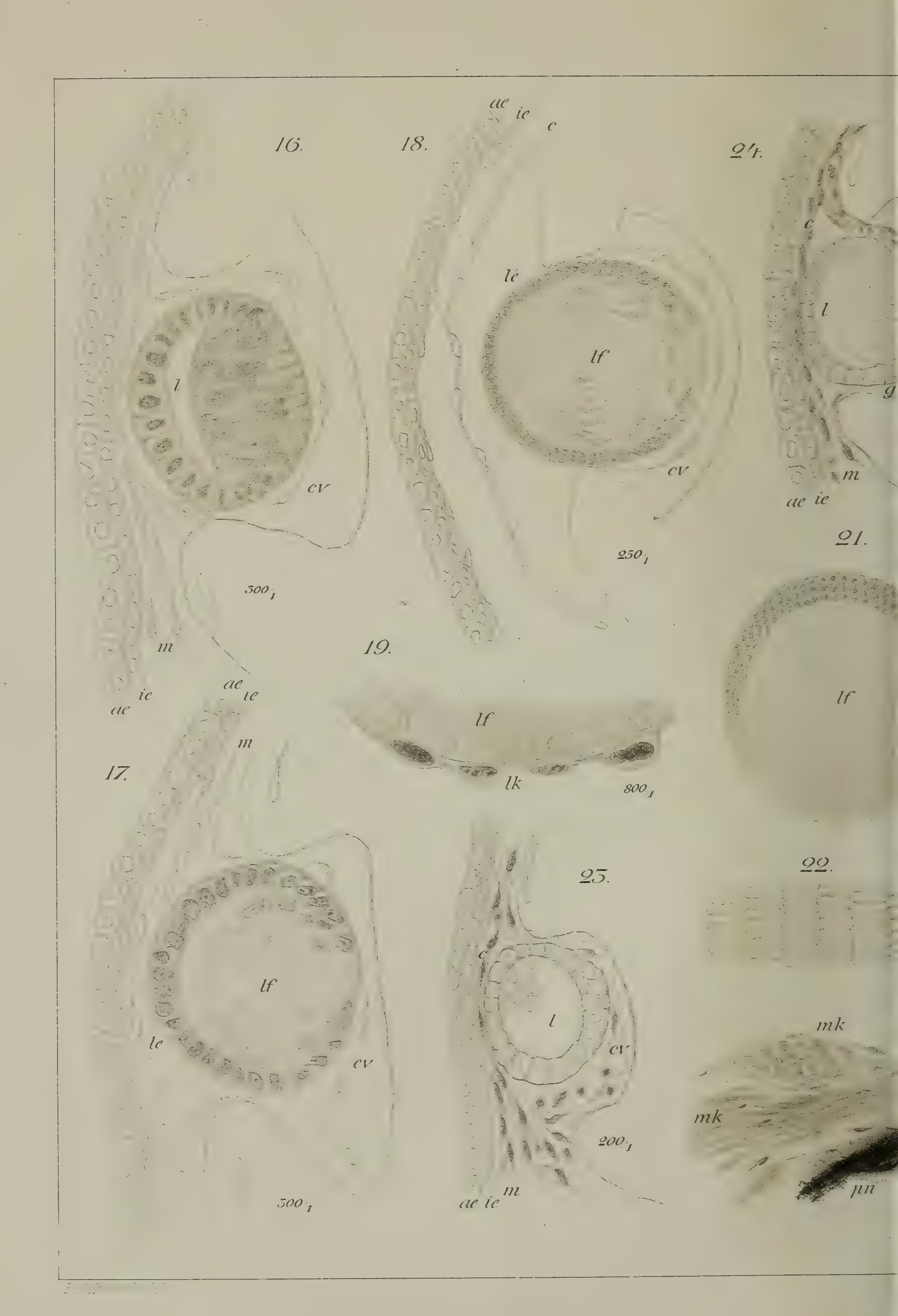


Taf. I



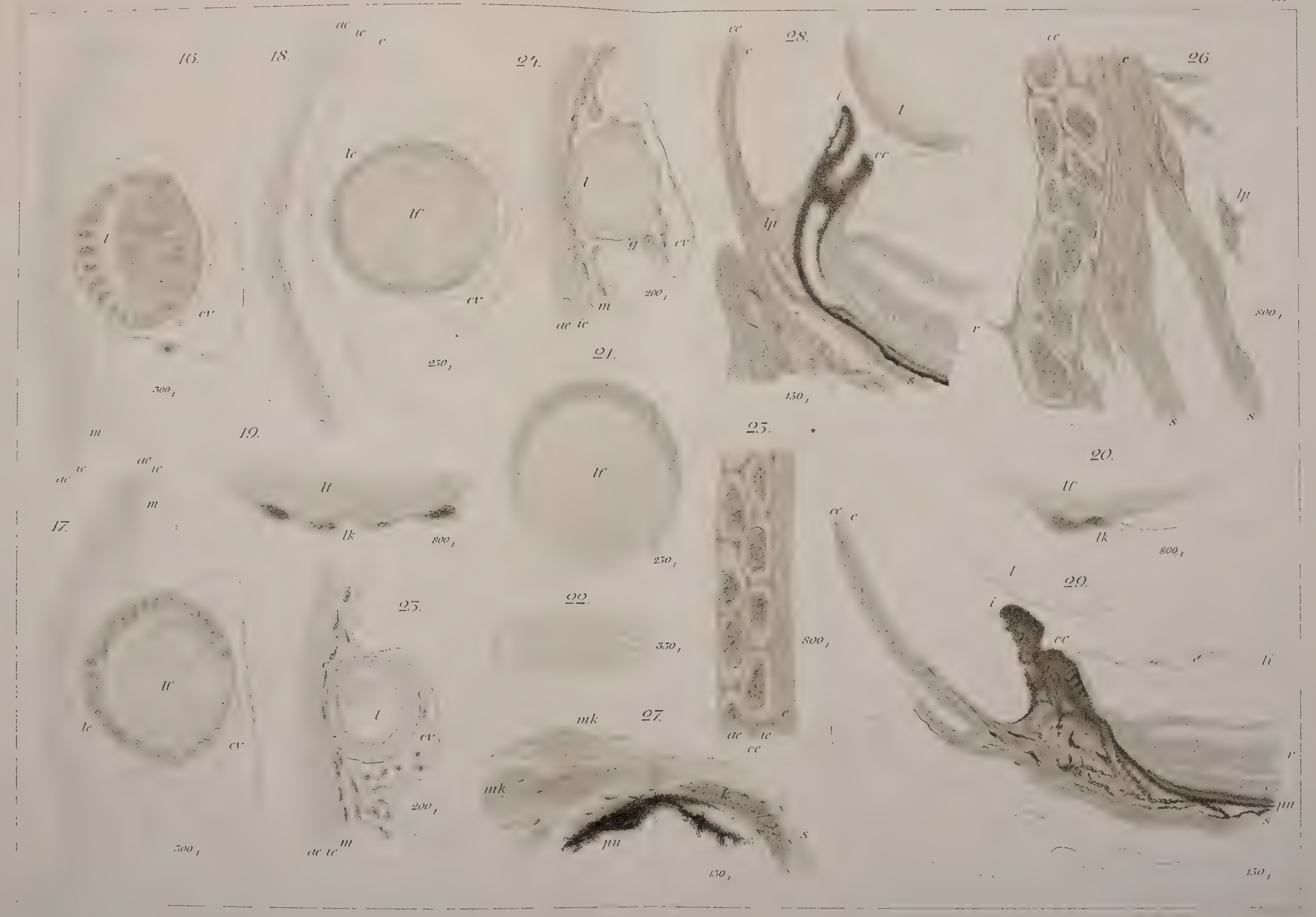




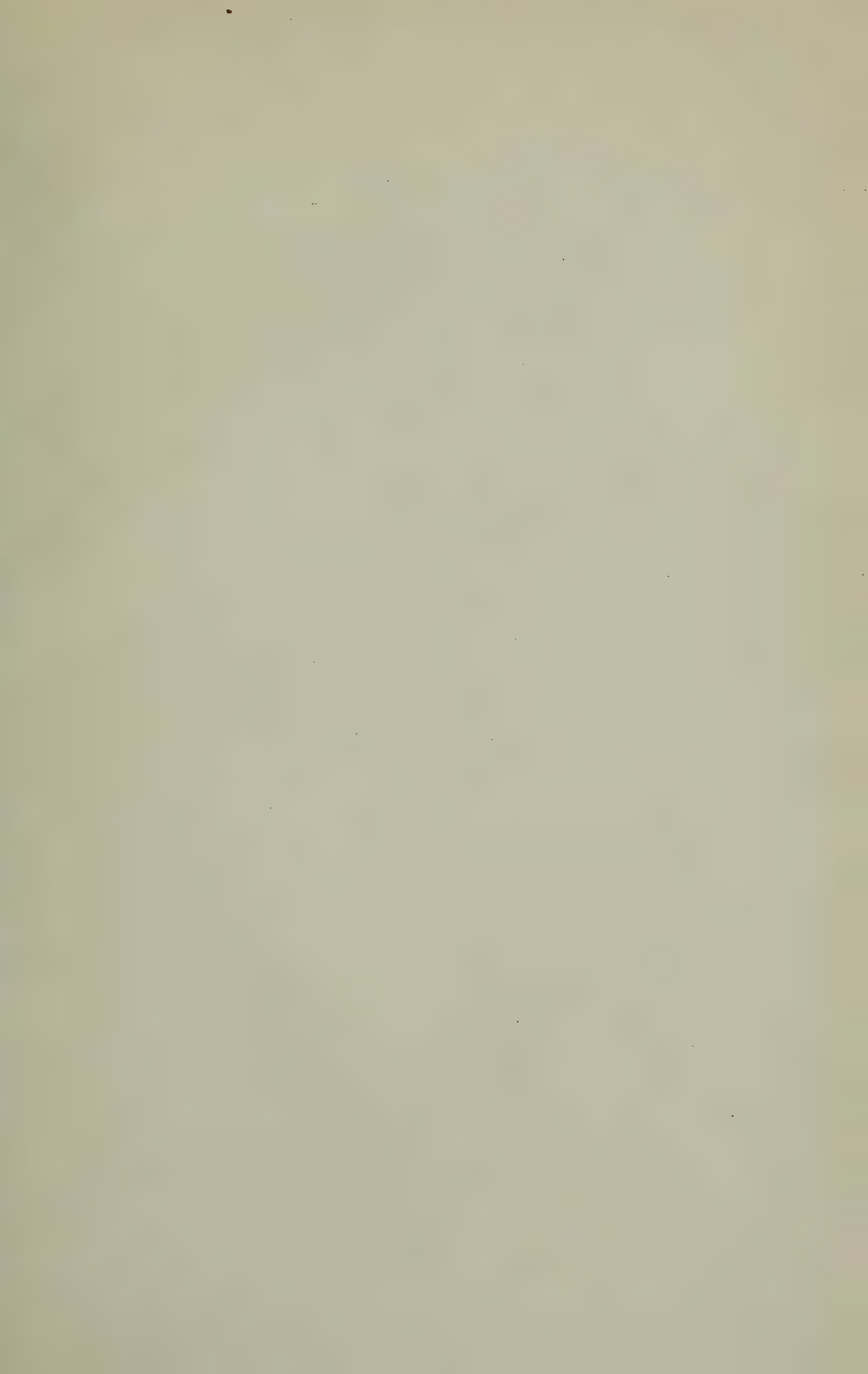

16.
18.
24.
ae
ie
c
lé
lf
cv
l
g
m
300/1
250/1
21.
19.
lk
800/1
17.
le
23.
22.
mk
pn
200/1
300/1

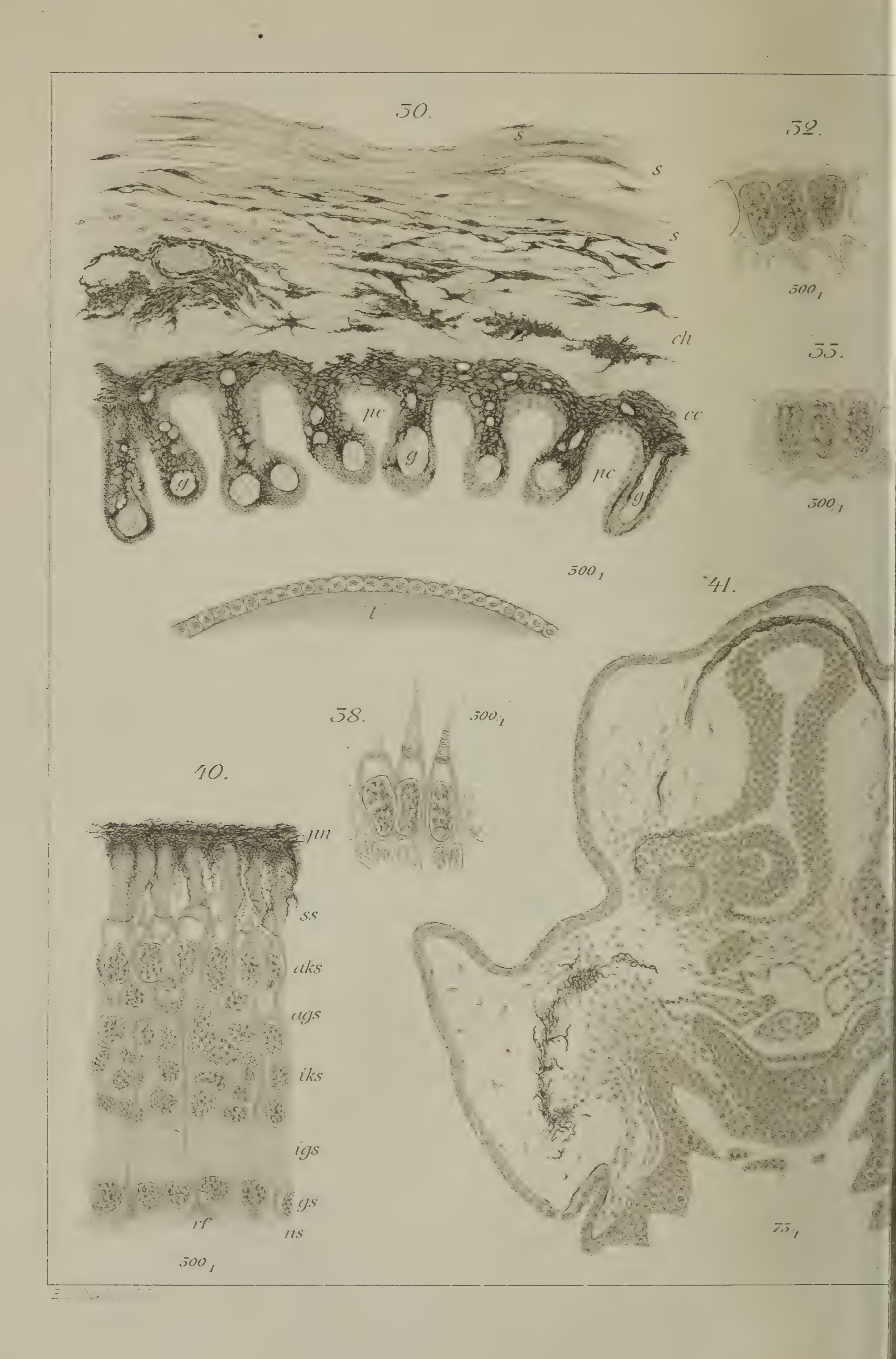

28.
ce
c
i
l
cc
lp
cv
r
s
150/1
26.
lp
800/1
25.
800/1
ae
te
20.
lf
lk
800/1
29.
li
pn
130/1
150/1




16.
18.
24.
28.
26
300,
250,
200,
150,
800,
21.
25.
20.
19.
17.
800,
250,
800,
22.
23.
27.
29.
330,
800,
200,
300,
150,
150,



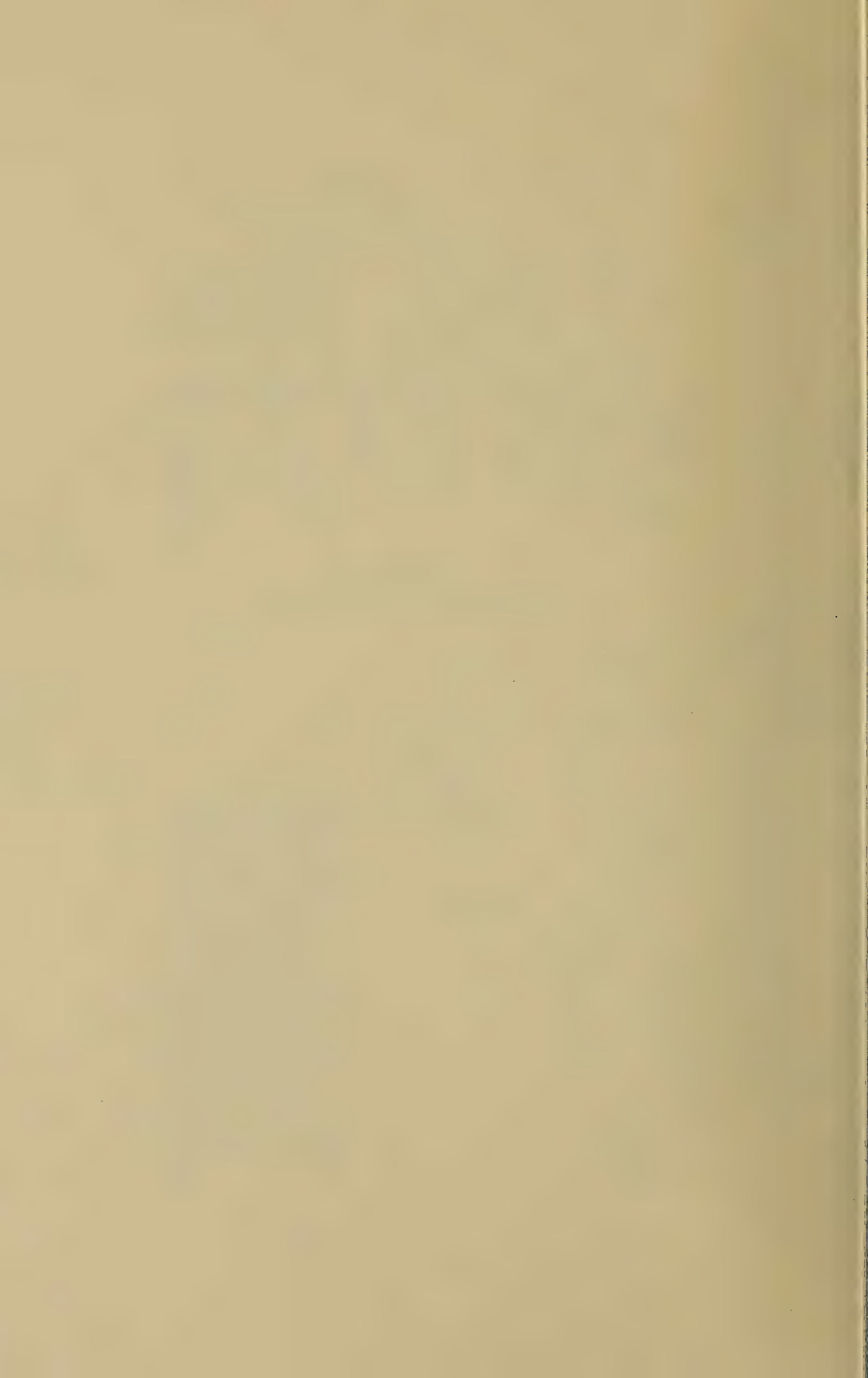


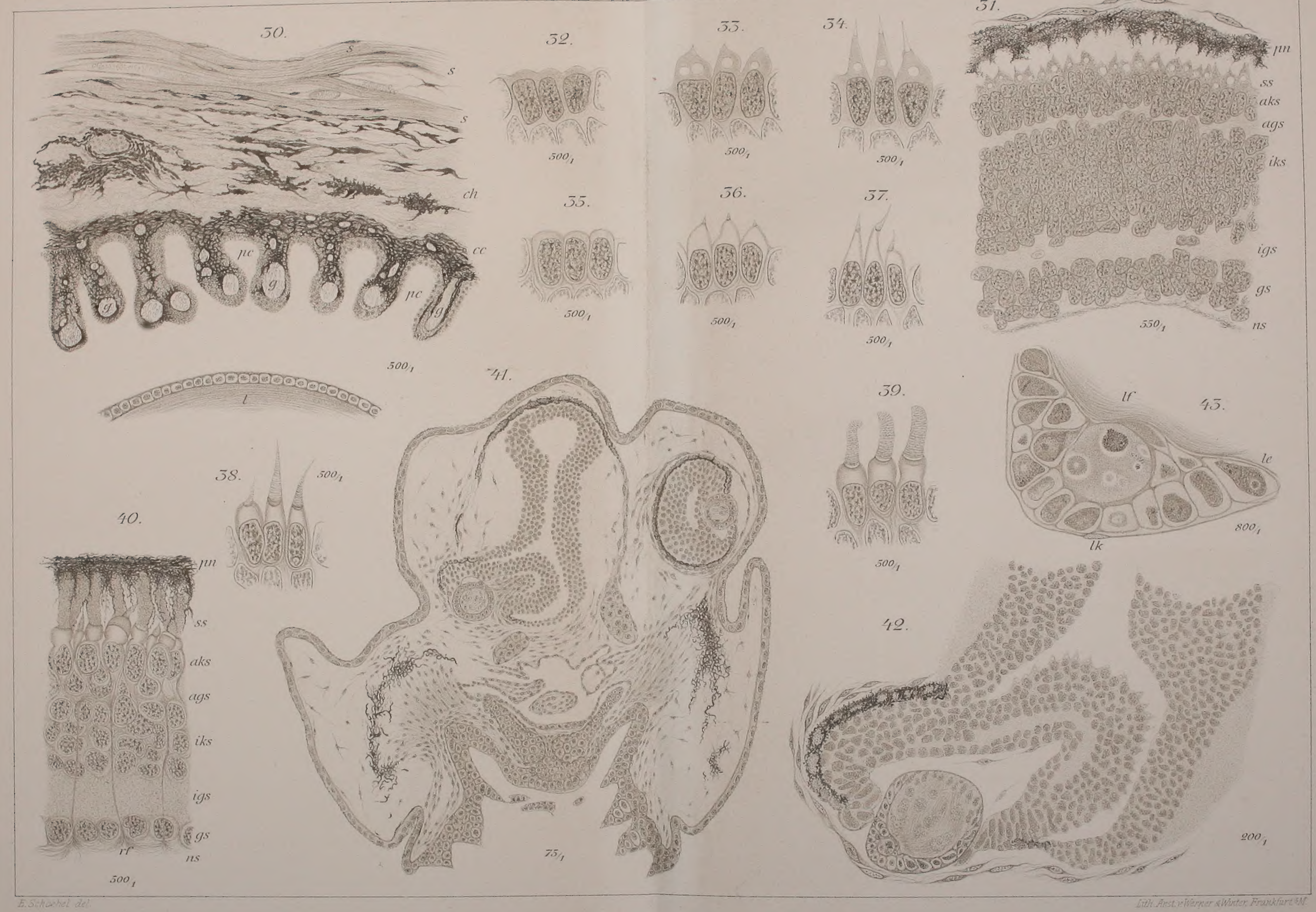

30.
s
s
s
ch
cc
pc
g
g
pc
g
500/1
l
32.
500/1
33.
500/1
41.
38.
500/1
40.
pn
ss
aks
ags
iks
igs
gs
rf
ns
500/1
75/1

Taf. III.



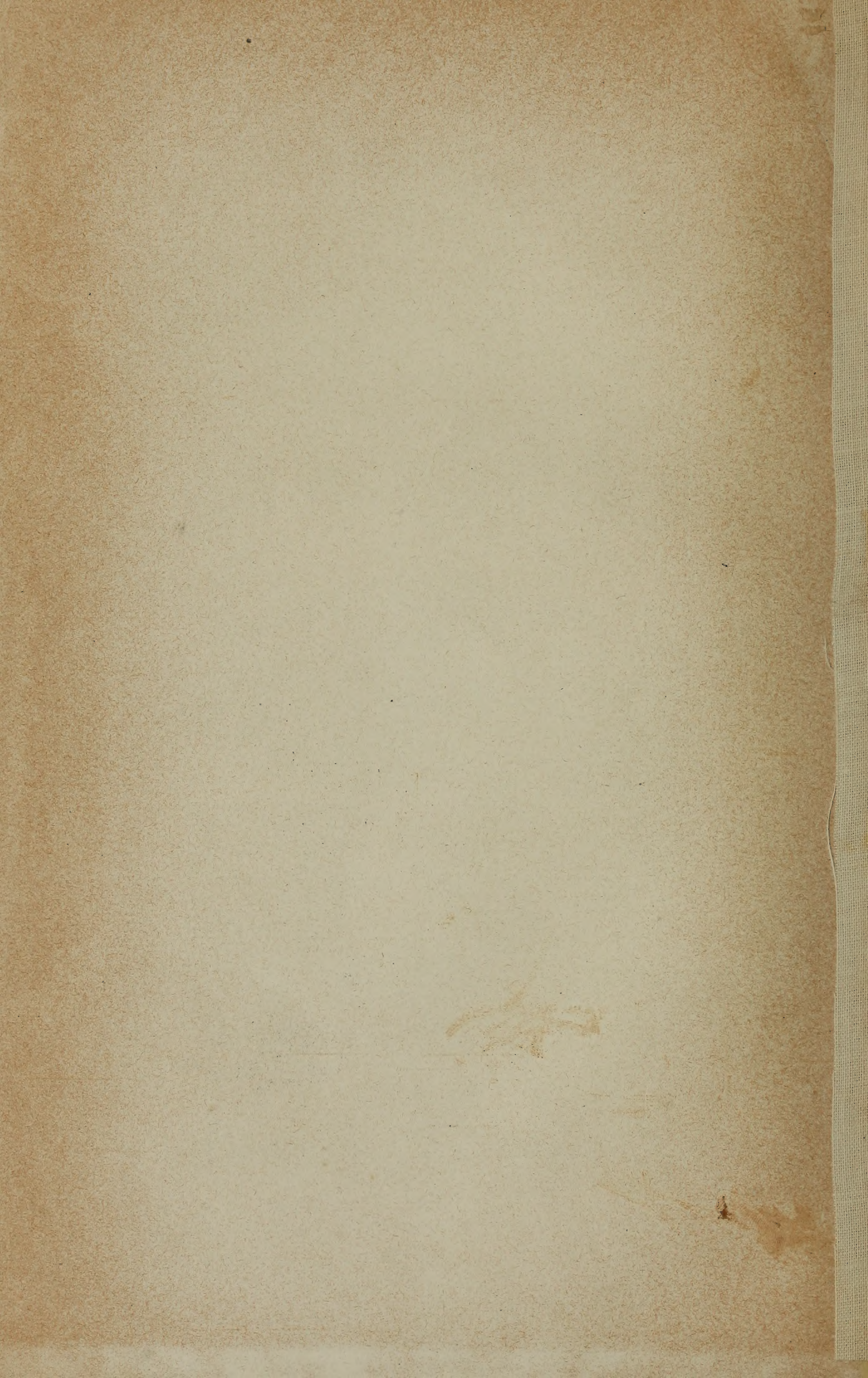
Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frank...

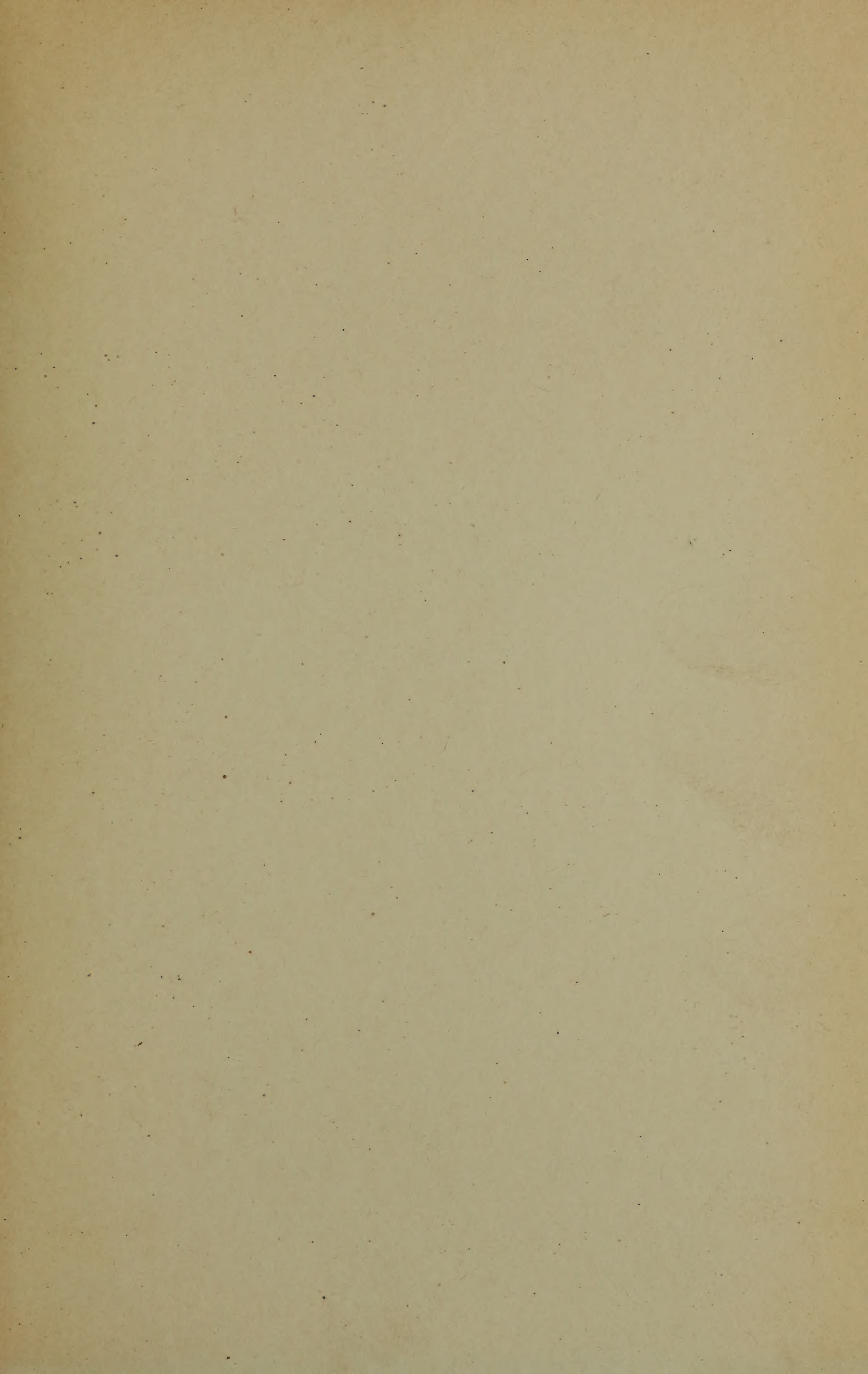


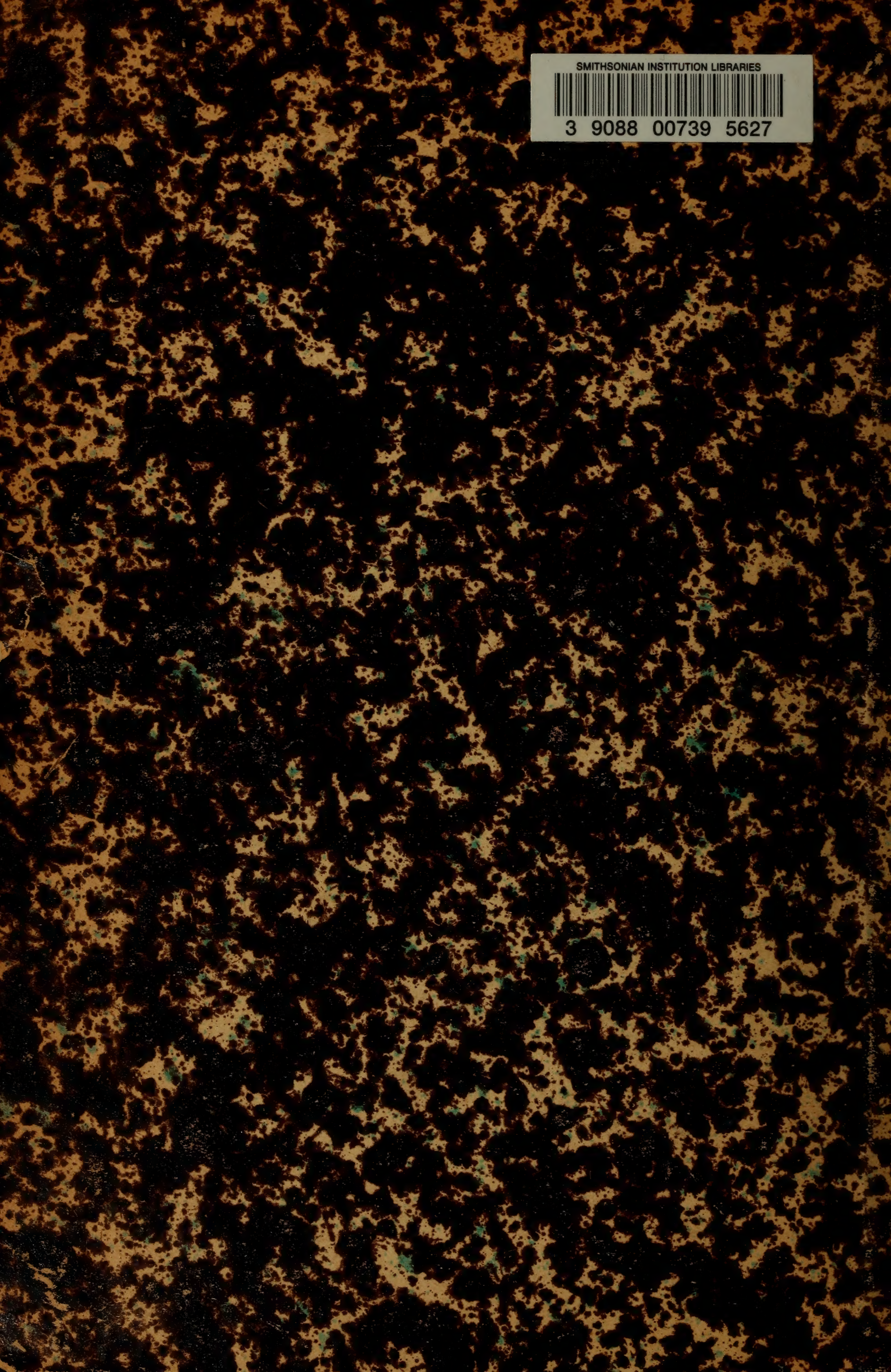


E. Schoebel del.

Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a/M.






SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES
3 9088 00739 5627